Anatomische Untersuchungen an den Hirnnerven von Tilapia

(Cichlidae, Teleostei)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Otfried Hunrich Spieser

aus Dossenheim/Hünenburg

1970

1969

Anatomische Untersuchungen an den Hirnnerven von Tilapia

(Cichlidae, Teleostei)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Otfried Hunrich Spieser

aus Dossenheim/Hünenburg

1970

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Juli 1969

Dekan: Prof. Dr. A. Seilacher

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. M. Peters

2. Berichterstatter: Prof. Dr. K. G. Grell

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Inhaltsverzeichnis

Seite:

Einführung und Problemstellung 3

Literatur 6

Untersuchtes Material 7

Methoden 8

Das Lateralis-System 16

A) S i n n e s o r g a n e 16

B) I n n e r v a t i o n 18

Der Trigeminus-Facialis-Komplex 29

Der Truncus hyomandibularis 30

Der Ramus palatinus facialis 33

Der Truncus supra-orbitalis 34

Der Nervus lateralis accessorius 35

Der Truncus maxillo-mandibularis 38

Die Vagusgruppe 41

Der N. glossopharyngeus 43

Die Augenmuskelnerven 45

Die Beziehungen der Kopfnerven zum Sympathischen System . 47

Der N. stato-acusticus 48

Diskussion der Ergebnisse 49

Zusammenfassung 53

Literaturverzeichnis 56

Abbildungen 63

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547611_0124

Einführung und Problemstellung

Die vergleichende Anatomie der peripheren Nervensysteme stellte ein halbes Jahrhundert lang ein Kerngebiet biologischer Forschung dar und erlebte in der Ichthyologie vor fast genau 7o Jahren mit den Arbeiten von Herrick, Cole, Allis u. a. eine Blütezeit, die später mit den Untersuchungen von Norris, Pankratz, Lubosch u.a. zu einem vorläufigen Abschluß gelangte. Das allgemeine Interesse verlagerte sich von den vergleichend morphologischen zu physiologischen Fragestellungen hin. Von wenigen Ausnahmen abgesehen überließ man das Feld den Elektrophysiologen.

Neuerdings wenden sich die Verhaltensforscher mehr und mehr den physiologischen Vorgängen zu, die dem Verhalten zugrunde liegen. Zwangsläufig rücken damit auch die Strukturen, die bei jenen Lebensäußerungen eine Rolle spielen, etwas mehr in den Blickpunkt des Interesses.[1)]

Für den Wissenschaftshistoriker mag es interessant sein, daß C.J. Herrick bereits im Jahre 1898 seine Arbeit: "The cranial and first spinal nerves of Menidia, a contribution upon the nerve components of bony fishes" mit einer ausführlichen Einleitung beginnt, in der er auf die Notwendigkeit derartiger Untersuchungen für das Verständnis von physiologischen bis hin zu höheren psychischen Prozessen hinweist.

---

1) Herrn Professor Dr. H.M. Peters danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und das Wohlwollen, mit dem er das Zustandekommen dieser Arbeit hilfreich überwachte.

Als Beispiel für die in den letzten Jahren endlich zustandegekommene Verbindung von Neuroanatomie und Verhaltensforschung sei eine Arbeit von Segaar und Nieuwenhuys erwähnt (1963). Diese beiden Autoren konnten u.a. mit Hilfe von Durchtrennungen je eines Astes des IX. und des X. Nerven (oder eines der beiden Äste und einer Anastomose zwischen beiden) die Frage aufklären, wodurch und auf welchem Wege das Fächelverhalten des Stichlingsmännchens beeinflußt wird. Dieses Verhalten ist nämlich angepaßt an das Alter der Brut. Das Elterntier erhält darüber eine Information durch Perception des CO_2-Gehaltes des Wassers mit Hilfe des Geschmackssinnes.

In der Abteilung für physiologische Verhaltensforschung des Zoophysiologischen Institutes der Universität Tübingen steht seit längerer Zeit die Gattung Tilapia im Mittelpunkt der Forschung. Diese Cichlidengattung eignet sich besonders gut für vergleichende Verhaltensuntersuchungen, da ihre Arten verschiedenen ethologischen Typen angehören; (siehe hierzu Peters 1968, Dambach 1963, Heinrich 1967, Brestowsky 1968, Bauer 1968). Die meisten Arten sind Maulbrüter, bei denen die Weibchen die Brutpflege übernehmen. Bei diesen Formen bleiben die Jungfische noch eine Weile bei dem Elterntier, nachdem es sie aus dem Maul entlassen hat (Beispiel: T. nilotica). Bei T. melanotheron[1] nimmt das Männchen das Gelege in die Mundhöhle. Die Jungen kümmern sich nach dem Entlassen nicht mehr um ihren Vater. Substratbrütende Arten wie T. zillii ziehen ihre Nachkommen in einer selbst ausgehobenen Grube auf.

---

1) = T. heudeloti, wird auch häufig als T. macrocephala bezeichnet.

Diese verschiedenen Arten der Brutpflege stehen in engem Zusammenhang mit einer Reihe von anderen Verhaltensweisen. In unserem Institut wurde und wird nach anatomischen und physiologischen Unterschieden gesucht, die mit dem Verhalten auf unmittelbare oder mittelbare Weise in Zusammenhang stehen. (Peters 1959, 1960, 1963 b, 1964, v.Kraft und Peters 1963, Fishelson 1966, Arnold, Kriesten und Peters 1968, Peters, in Vorb., Goedel, in Vorb.).

Der vorliegenden Arbeit lag die Absicht zugrunde, Grundlagen für die Erforschung des Verhaltens von der neuralen Seite her zu schaffen. Dabei wurde von der Frage ausgegangen, ob sich im peripheren Nervensystem Unterschiede finden ließen, die den verschiedenen ethologischen Typen von Tilapia zugeordnet werden könnten. Dieser Fragestellung entsprechend wurden Vertreter dieser Typen ausgewählt, und zwar: T. nilotica (Maulbrüter in weiblichem Geschlecht), und T. zillii (Substratbrüter), ferner für einzelne Vergleichsuntersuchungen T. melanotheron macrocephala (Maulbrüter im männlichen Geschlecht), und die Substratbrüter T. mariae und T. tholloni.

Die Zielsetzung der Arbeit bedingte, daß ihre Schwerpunkte auf sensorische Bereiche, vorwiegend auf das Lateralis-System, gelegt wurden, während die Untersuchung der Innervation der Muskulatur dabei zurücktreten durfte. Sie bedingte auch die Gliederung des Stoffes.

Literatur

Die Kopfnerven der Fische waren im 19. Jahrhundert und im ersten Drittel des 2o. Jahrhunderts Gegenstand einer großen Zahl von Untersuchungen. Besonders zahlreich wurden Selachier (z.B. Cole 1896, Ewart 189o, Chevrel 1894, Norris and Hugnes 192o), Palaeopterygier (z.B. Goronowitsch 1888, Sewertzoff 1911, Norris 1925) und Neopterygier (z.B. Allis 1889, 1897, Norris 1925) bearbeitet. Da das Spezifische der Teleostier gegenüber jenen Gruppen von anderen Autoren genügend herausgestellt worden ist, (Cole 1898, Graf Haller 1934), können wir uns damit begnügen, die Befunde an Tilapia mit den Verhältnissen bei anderen Knochenfischen in Beziehung zu setzen.

Von wichtigen Arbeiten an Knochenfischen sind zu nennen: Stannius (1849), Herrick (1899), Cole (1898), Juge (1899), Rutkiewicz (1921) und Pankratz (193o). In neuerer Zeit erschienen einige kleinere Beschreibungen, die nicht im gleichen Maße ins Detail führen: Marathe (1955), Sinha (1964), Maheshwari (1965) und Saxena (1967). Im Rahmen unserer Zielsetzung sind Vergleiche nur mit verhältnismäßig nahe verwandten Formen und mit einem möglichst wenig spezialisierten, im System entfernter stehenden Teleostier von Interesse. Hierfür wurden Menidia (Herrick 1898), Opsanus (Pankratz 193o) und Gadus (Cole 1898) ausgewählt. Die Kopfnerven der Cichliden sind bisher überhaupt noch nicht beschrieben worden.

Das Seitenliniensystem der Cichliden wurde von Branson (1961) am Beispiel von Cichlasoma cyanoguttatum untersucht. Seine Methoden ließen eine genauere Beschreibung der Innervation nicht zu. Sie sind auch eine Erklärung für die Irrtümer, die ihm bei seinen Äußerungen hierüber unterliefen.

Die Nomenklatur des Skeletts schließt sich an die von W. Goedel an, der die Anatomie der Kopfregion und des Schultergürtels (mit Ausnahme der Nerven) von Tilapia im gleichen Zeitraum bearbeitet hat (Goedel, in Vorb.).[1] Ferner beziehe ich mich auf die "Anatomie der Süßwasserfische" von W. Harder. Die Benennungen der Seitenlinienkanäle nach der Lage und nach den Knochen verdanke ich Herrn Prof. Dr. H.M. Peters. Seine Beschreibung der Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Seitenliniensystems (Peters in Vorb.)[2] ergänzt das Kapitel über das Lateralis-System der vorliegenden Arbeit, in dem dieses System unter dem Gesichtspunkt der Innervation behandelt und neu eingeteilt wird.

Untersuchtes Material

Der größte Teil der untersuchten Objekte gehörte einem Stamm von Tilapia nilotica an, der seit vielen Jahren in Tübingen gehalten wird. Er geht auf einige Tiere aus dem Zoologischen Garten Basel zurück, deren ursprüngliche Heimat unbekannt ist. Zum Vergleich wurden Beobachtungen an Tilapia zillii gemacht. Die Vorfahren der untersuchten Tiere waren aus Israel importiert worden. Tilapia melanotheron macrocephala wurde stellenweise hinzugezogen, ferner die Substratbrüter T. mariae und T. tholloni. T. melanotheron macrocephala wird seit 1957 in Tübingen gezüchtet und ist in Lagos, Nigeria beheimatet. Tilapia mariae stammt aus Benin, Nigeria und befindet sich seit 1963 in Tübingen. Die Herkunft des seit vielen Jahren in Tübingen gehaltenen Stammes von T. tholloni ist unbekannt.

---

1) Herrn W. Goedel danke ich für die Weitergabe seiner diesbezüglichen Erkenntnisse.
2) Herrn Prof. Peters danke ich für die Möglichkeit der Einblicknahme in seine Aufzeichnungen und in das Fortschreiten seiner eigenen Arbeit.

Methoden

Da die meisten Verfahrensweisen der Neuroanatomie recht alt sind, war es geboten, die herkömmlichen Methoden auf ihre rationelle Anwendbarkeit und Effektivität hin zu überprüfen und sich um eine Weiterentwicklung der Färbetechnik für Totalpräparate zu bemühen. Um späteren Untersuchern eine gleiche Mühe zu ersparen, wird im Folgenden auch über Versuche berichtet, die nicht zum Erfolg führten.

Auf die von Herrick angewandte Rekonstruktionsmethode aus Schnittserien wurde verzichtet, da diese bei einer Größe der Tiere von 1o - 2o cm unrationell erschien, umso mehr, als bei dieser vergleichenden Untersuchung eine ganze Reihe von Tieren verarbeitet werden sollte. Diese waren in der Mehrzahl zwischen 6 und 2o cm groß, meistens über 1o cm. Jungtiere wurden nicht verwendet, da sich bei den Organen des Lateralis-Systems und daher natürlich auch bei den zuführenden Nerven im Laufe der späten Ontogenese einiges verändert.

Recht gut bewährt hat sich im Rahmen ihrer Möglichkeiten die Salpetersäure-methode: Unfixierte Tiere werden 1 - 3 Wochen lang bei Zimmertemperatur in 5 - 1o %iger Salpetersäure mazeriert. Die Nervensubstanz wird bei diesem Verfahren relativ wenig angegriffen. Die Knochen werden je nach ihrer Struktur und der Mazerationsdauer lederartig bis schwammig und oft bis zur Unkenntlichkeit verändert. Die Muskulatur wird brüchig, behält aber immer ihre Gestalt und ihre Faserstruktur (Abb. 1). Schwierigkeiten bei der manuellen Präparation gibt es erst in dem Bereich, wo die Nervenfasern wesentlich kleiner sind als die sie häufig umgebenden Fettschollen. Bei zu geringer Maze-

ration sind dünnere Nervenäste, die z.B. durch einen Knochen hindurchtreten, nicht zu präparieren, bei stärkerer Mazeration wird es oft schwierig, ihre Lage zum Knochen zu bestimmen, weil letzterer dann bereits unkenntlich geworden ist.

Als Ausgangspunkt für methodische Versuche schien das Verfahren von Spalteholz (1911) zum "Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten" durch Überführen derselben in eine Flüssigkeit mit gewebegleichem optischem Brechungsindex besonders geeignet zu sein. Zunächst wurden lange Versuchsreihen angelegt, um den Unterschied in der optischen Dichte zwischen dem Nervengewebe und den anderen Geweben zur Sichtbarmachung des Nervengewebes in aufgehellten Präparaten zu benutzen. Dieser Unterschied erwies sich jedoch als zu gering. Wenn die Nerven sichtbar wurden, waren die anderen Gewebe auch schon zu sehr opak geworden. Deswegen wurde versucht, die Brechungsindices stärker voneinander zu differenzieren. Die gängigen Fixiermittel und Mazerationstechniken wurden ausprobiert, auch die Hitzefixierung bei 75°C und die hydrolytische Eiweißspaltung mit Trypsin wurden berücksichtigt. Alle diesbezüglichen Experimente führten zu negativen Resultaten.

Einbettungsmittel wie Kaliumacetat- und Rohrzuckerlösungen erwiesen sich ebenfalls als unbrauchbar.

Die bei Mormyriden und anderen "elektrischen Fischen" so bewährten Sudan-Färbungen[1] regten zu entsprechenden Versuchen mit Tilapia an. Sämtliche Versuchsreihen mit Sudan (Merck Nr.1304),

---

1) Herrn Dr. W. Harder danke ich für die freundliche Vermittlung seiner persönlichen Erfahrung auf diesem Gebiet.

Sudan III (Merck Nr. 1380) und Sudanschwarz (Merck Nr. 1387) nach unterschiedlichen Fixierungen wie Bouin, Formalin, Salpetersäure oder Hitzefixierung (75°C) führten zu der Erfahrung, daß Sudanfärbungen bei Tilapia als Nervenfärbungen völlig ungeeignet sind. In den meisten Fällen enthielten sogar andere Gewebe nach der Behandlung mehr Farbstoff als das Nervengewebe. Sudanfärbungen sind ja reine Löslichkeitsfärbungen. Die Farbstoffe lösen sich in fettartigen Substanzen besser als z.B. in wäßrigen Alkohollösungen niederer Konzentrationen und gehen daher von jenen in diese über. So erklären sich auch die Farbstoffansammlungen im kompakteren Isolationsmaterial der Nerven der Mormyriden.

Die Versuche mit den Markscheidenfärbungen von Weigert und Kultschitzky, und mit der Myelinfärbung von Stilwell (Gurr 1960, S. 377) scheiterten daran, daß diese Methoden andere Gewebe nicht unbehelligt lassen, was den Totalpräparaten die Transparenz nimmt.

Zum Erfolg führte schließlich eine Weiterentwicklung der von Williams (1943) stark modifizierten Sihler'schen Färbung (Gad 1895) in Kombination mit einer Variante der Methode von Hollister (1934).

Williams schlägt vor, lebendfrische Tiere in 10 %igem Formol mindestens 8 Tage lang zu fixieren unter mehrmaligem Erneuern der Lösung.[1] Es folgt dann die Mazeration in 3 %iger Kalilauge, die alle 2 Tage gewechselt wird. Gleichzeitige UV-Bestrahlung zerstört das Pigment und beschleunigt den Vorgang.

---

1) Gemeint ist wohl eine 4 %ige Lösung, da im amerikanischen Sprachgebrauch von einer gesättigten Formaldehydlösung, d.h. 40 %igen Lösung, wie von 100 % ausgegangen wird. Trotzdem machte ich meine Versuche mit 10 %iger wäßriger Formaldehydlösung, 1. weil ich zunächst die Arbeit von Williams nur aus der Sekundärliteratur kannte (Piechocki 1961), 2. um der Einheitlichkeit der Versuchsreihen willen und 3., weil sich dieses Vorgehen bewährte, zumal eine gründliche Fixierung hier sehr wichtig ist.

Es wird empfohlen, das Präparat häufig umzudrehen. Anschließend wird es für 2 Tage in die "1. Sihler'sche Lösung" eingelegt, die aus 1 Teil Eisessig, 1 Teil Glyzerin und 6 Teilen einer 1 %igen wäßrigen Chloraldehydratlösung besteht. Die Färbung erfolgt während 4 Tagen in der "2. Sihler'schen Lösung". Diese besteht aus 1 Teil Ehrlich's Hämatoxylin, 1 Teil Glyzerin und 6 Teilen 1 %iger wäßriger Chloraldehydratlösung. Entfärben kann man in Sihler 1 (s.o.). Entwässert wird über Cellosolve (Äthylenglycolmonoäthyläther), und daraus über mehrere Zwischenstufen in Salicylsäuremethylester (synthetisches Wintergrünöl) übergegangen.

Die bei solchem Vorgehen auftretenden Schwierigkeiten und die Unzuverlässigkeit dieser Methode erklären gut, warum sie so unpopulär ist:

Beim Übergang vom alkalischen ins saure Medium tritt häufig eine so starke Blasenbildung ein, daß das Präparat dadurch zerstört wird oder schwimmt und aus der Flüssigkeit herausragt, wodurch es ebenfalls unbrauchbar wird. Die herausragenden Teile werden nämlich später nicht gefärbt. Das von Williams für diesen Fall empfohlene Absaugen im Vakuum hat bei stark mazerierten Tieren auch bei vorsichtigster Anwendung meistens starke Deformationen zur Folge. Stark mazerieren muß man aber, wenn man wirklich eine selektive Anfärbung der Nerven erreichen will. Sonst kann man zu leicht durch mitgefärbte Blutgefäße getäuscht werden. Das Auftreten von Gasblasen kann man verhindern, wenn man den Wechsel ins saure Medium nahe $0^{\circ}C$ vornimmt. Das sicherste Verfahren ist folgendes:

1.) Abkühlen des mazerierten Präparates, das sich noch in der 3 %igen Kalilauge befindet.

2.) Umsetzen in frische Kalilauge im Kühlschrank bei Temperaturen nahe $0^{\circ}C$. Es ist darauf zu achten, daß das Gefäß verschlossen ist.

3.) Dort 1 - 2 Tage belassen.

4.) Umsetzen in v o r g e k ü h l t e Sihler-I-Lösung.

5.) Nach 6 Stunden aus dem Kühlschrank nehmen. Die weitere Behandlung erfolgt wieder bei Zimmertemperatur.

Sollte in einem seltenen Fall sich doch noch etwas Gas ansammeln, so kann man das Schwimmen des Objekts durch Einfüllen von Glaskugeln in die Leibeshöhle verhindern. Man muß dabei aber darauf achten, daß die Auflagefläche des Präparates auf dem Boden nicht zu groß wird, oder letzteres öfters bewegen, weil sonst der betreffende Bereich sich später nicht anfärben läßt. Die von Davenport brieflich geäußerte Vermutung, die Gasblasen könnten aus Kohlendioxyd bestehen, das durch die Essigsäure aus Karbonaten freigesetzt werde, die während der Mazeration sich unter dem Zutritt der Luft durch hineindiffundiertes CO_2 gebildet hätten, erscheint mir recht einleuchtend. Dieser Gedanke veranlaßte mich, den obigen 2. Punkt in die Prozedur einzuführen, der auch tatsächlich dem Verfahren noch eine größere Sicherheit verlieh. Die Erklärung für den Erfolg dieses Vorgehens, die Kalilauge zu erneuern und das Gefäß gut abzudecken, damit keine Luft und damit kein CO_2 hinzutreten kann, liegt darin, daß die Karbonate aus den Geweben in die Flüssigkeit übertreten können. Die niedere Temperatur beim Übergang ins saure Medium bewirkt zweierlei: Die Bildung des CO_2 wird verlangsamt, und es kann sehr viel mehr davon in Lösung bleiben, da seine Löslichkeit in Wasser ja bekanntlich bei diesen Temperaturen besonders groß ist. Noch eine andere Tatsache bestätigt die Vermutung von Davenport: Bei der inzwischen von Freihofer veröffentlichten Variante der Sihler-Williams-Methode tritt das Problem der Gasblasen an dieser Stelle des Verfahrens nicht auf. Freihofer kann nämlich in verschlossenen Gefä-

ßen mazerieren, da er das Pigment nicht mit Wasserstoffperoxid zerstört. Dafür ist bei der Freihofer'schen Methode die Gefahr der Gasblasenbildung schon während der Mazeration durch das Wasserstoffperoxid gegeben.

Häufig mißlingen die Präparate auch deshalb, weil sich zuviele Seifen in der Mazerationslösung gebildet haben. Deswegen ist es geboten, den Vorgang vor allem während der ersten Mazerationswoche öfters zu kontrollieren (mindestens zweimal täglich). Bei starker Trübung muß die Kalilauge erneuert werden, sonst alle zwei Tage. Die Temperatur darf 20°C nicht wesentlich überschreiten. Die auftretenden Schädigungen sind nämlich erst am Ende des Vorganges festzustellen.

Der Hinweis von Williams, daß die Fixierung so schnell wie möglich nach dem Tode vorgenommen werden solle, kann nicht ernst genug genommen werden. Es ist jedoch eine unnötige Tierquälerei und absolut nicht erforderlich, die Fische lebend in die Formalinlösung zu bringen, wie Freihofer es für nötig hält.

Die in der histologischen Technik häufige Methode des Überfärbens mit nachfolgendem Differenzieren, die auch von Williams und Freihofer übernommen wurde, ist bei größeren Totalpräparaten, bei denen die Diffusionszeit bereits eine Rolle spielt, weniger günstig. Wenn man lange genug mazeriert hat, (den Zeitpunkt für die Beendigung der Mazeration erkennt man daran, daß die Muskulatur im Präparat die vorübergehende doppeltbrechende Wirkung verloren hat und daß Nerven, die direkt unter der Haut liegen, als weiße Linien zu erkennen sind.) ist das auch völlig überflüssig. (Färbung unter Kontrolle 1/2 - 4 Tage).

Besonders gefährlich für die Präparate ist eine Überoxidation des Hämatoxylins. In einem solchen Fall überzieht sich nämlich die ganze Oberfläche des Objektes mit ausgefallenem Farbstoff. Um dieses zu verhüten, ist es zweckmäßig, die Stammlösung nicht voll ausreifen zu lassen. Die Reifung kann man bekanntlich abbrechen, wenn man den Zutritt von Luft und Licht verhindert.

Zur besseren Orientierung im transparenten Präparat wurde eine Gegenfärbung der Knochen hinzugezogen. Das hierfür häufig gebrauchte Alizarin ist aus zwei Gründen in unserem Zusammenhang ungeeignet: Im Farbton ist es dem Hämatoxylin zu ähnlich und beim Weiterführen über Äthylenglycolmonoäthyläther löst es sich vollständig wieder heraus. Letztere Schwierigkeit könnte man umgehen durch stufenweises Überführen in Glyzerin. Da dieses aber eine optische Dichte hat, die etwas unter der der Gewebe liegt, bleiben die Präparate leicht opak. Der Vorteil dieses Vorgehens bestünde darin, daß im Gegensatz zur anderen Verfahrensweise keine Härtung eintreten würde, sodaß ein manuelles Präparieren möglich bliebe. Als sehr geeignet erwies sich das Alizarinsulfonsäure-Natriumsalz (Merck Nr. 6279), das auch als "Alizarinrot S" bezeichnet wird. Man darf es allerdings erst nach der Nervenfärbung mit dem Präparat in Berührung bringen, sonst entsteht ein Farbton wie bei normaler Alizarinfärbung. Am besten löst man den Farbstoff in der ersten Entwässerungsstufe: 5o mg pro Liter einer 4o %igen wäßrigen Lösung von Äthylenglycolmonoäthyläther. Die Färbedauer beträgt etwa 2 Tage. Das Differenzieren erfolgt automatisch in der nächsten Stufe: 7o % Äthylenglycolmonoäthyläther : 3o % Aqua dest (2 Tage). Dann überführt man in reinen Äthylenglycolmonoäthyläther.

Da der häufig verwendete Salicylsäuremethylester gesundheitsschädlich sein soll, ist es zweckmäßiger, über drei Stufen (je 2 Tage!) in Benzoesäurebenzylester überzugehen (25:75 ; 5o:5o ; 7o:3o , loo %). Dann senkt man den nun zu hohen Brechungsindex durch Zugabe von Benzoesäuremethylester (etwa 4 zu 5 Teilen).

In dieser Flüssigkeit können die Präparate unter Lichtabschluß jahrelang aufbewahrt werden. Im Licht bleicht das Hämatoxylin bald aus. Bei überfärbten Präparaten - so schreibt Freihofer - könne dies ein Vorteil sein. Die Beobachtung erfolgt am besten im Durchlicht. Während die Nerven karminrot bis violett gefärbt sind, sehen die Knochen rostrot aus. (Abb. 2a und 2b).

Unvollkommenheiten der eben beschriebenen Methode liegen darin, daß das Gehirn selbst nicht und das sympathische System fast nicht angefärbt werden. Außerdem ist eine Deformation der Nerven an den Austrittsstellen aus dem Gehirn nicht zu vermeiden. Deswegen wurde ergänzend die manuelle Präparation im Zusammenhang mit der Salpetersäuremethode angewendet.

Das Lateralis-System

A) S i n n e s o r g a n e

Branson (1961) beschreibt die Kanäle des Seitenlinien-Systems der Cichliden am Beispiel von Cichlasoma cyanoguttatum. Fishelson (1966) macht ein paar Bemerkungen über frühe Stadien der Ontogenese dieses Systems bei Tilapia, insbesondere über verschiedene Formen der Cupulae. Die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte (Peters, in Vorb.) und der Innervation, die bisher unbekannt war und die im Folgenden beschrieben wird, macht es notwendig, eine neue Einteilung des Seitenliniensystems der Cichliden vorzunehmen. Diese ist in der Tabelle 1 dargestellt. Eine Übersicht über die Knochenkanäle im Bereich des Kopfes und des Schultergürtels und die dazugehörigen Neuromasten vermittelt die Abb. 5b.

Außer den in den Kanälen liegenden Neuromasten kommen bei Tilapia - wie bei vielen anderen Fischen - zusätzlich "freie Neuromasten" vor, die in der Haut sitzen. Diese sind wesentlich kleiner als die "versenkten" und sind meistens in Reihen oder Gruppen angeordnet.

Bei Tilapia befinden sich derartige Neuromastenfelder in der Gegend des Nasale, auf dem Praeoperculum, an der Rinne des Operculum, oberhalb des Frontale, dorsad vom Supratemporale, im Gebiet zwischen dem vorderen Ansatz der Rückenflosse und dem oberen Ende des Schultergürtels, in Begleitung der beiden Rumpfseitenlinien, in der ventro-caudalen Fortsetzung der oberen Rumpfseitenlinie und je eines zwischen zwei Flossenstrahlen auf der oberen und auf der unteren Hälfte der Schwanzflosse.

System der Seitenlinienkanäle

Einteilung der Kanalabschnitte

	nach der Lage	nach den Knochen	Anzahl der Neuromasten	nach der Innervation	
Kopfbereich	Canalis praeoperculo-mandibularis	Pars dentalis Pars articularis Pars praeoperculi	2 - 4 1 6	Regio rami mandibularis VII	
	Canalis supraorbitalis	Pars nasalis Pars frontalis	1 4	Regio rami ophthalmici superficialis lateralis	N. lateralis prooticus
	Canalis infraorbitalis	Pars lacrimalis (Pars infraorbitalis 1) Partes infraorbitalium 2 - 4	0 - 4 je 1	Regio ramorum buccalium	
		Partes infraorbitalium 5 - 6	je 1	Regio rami otici VII	
	Canalis cephalicus	Pars sphenotici	1		
		Pars pterotici Pars supratemporalis 1 (Pars supratemporalis 2)	1 2 (1)	Regio rami supratemporalis	N. lateralis metaoticus
Rumpf-bereich		Pars posttemporalis	0		
	Canalis trunci superior	Pars supracleithri Pars trunci	1 ca. 18-22*)	Regio rami lat.lat.sup.	
	Canalis trunci inferior		ca. 10-15*)	Regio rami lat.lat.inf.	

*) nach Peters

Während der frühen Ontogenese liegen zuerst alle Neuromasten auf der Haut, dann bilden sich unter den späteren Kanalneuromasten Rinnen, in die sie einsinken, bis letztere sich über ihnen zu Röhren schließen. Sehr häufig kommt es vor, daß an bestimmten Stellen die Kanalneuromasten nicht versenkt werden. Ihre Anzahl vermehrt sich dann stets, sodaß sich an der betreffenden Stelle auf der Haut eine Gruppe von freien Neuromasten bildet, unter der kein Kanal entsteht. Dieser Fall tritt auf bei der Pars lacrimalis, der Pars dentalis (vor allem bei deren rostralem Ende), bei der Pars articularis und bei der Pars supratemporalis 2. Letztere entsteht oft nur als kleines Knochentellerchen unter dem Neuromasten.

Der Articularkanal wird manchmal auch gebildet, wenn in dieser Region überhaupt kein Neuromast vorhanden ist. Das Kanalstück auf dem Posttemporale ist stets vorhanden, es wurde in ihm aber nie ein Neuromast gefunden.

Der Fall ist nicht selten, daß im Dentale und im Lacrimale nur ein Teil der Neuromasten versenkt wird. Die Abb. 10 d und e zeigen Lacrimalkanäle, die entsprechend der geringeren Anzahl der versenkten Neuromasten unvollständig ausgebildet sind.

B) I n n e r v a t i o n

Die Lateralisnerven schließen sich im Kopfbereich an vielen Stellen den Bahnen anderer Nerven an, jedoch treten sie nirgends mit ihnen in einen direkten (synaptischen) Kontakt (Herrick, 1898). In der Ontogenese entstehen sie gemeinsam mit dem VIII. Nerven aus einer einzigen Anlage, die sich dann drei-

teilt (Wilson 1891, Mithrophanow 1893, Wilson u. Mattocks 1897). Aus dem caudal abgespaltenen Teil entsteht die metaotische Lateralisgruppe, (Lateralis X), (Abb. 5a und 21), bestehend aus den beiden, fast den ganzen Körper überziehenden Rumpfseitenliniennerven, R. lateralis lateralis superior und R. lat. lat. inferior und den verschiedenen Ramuli, die die freien Neuromasten der Regio rami supratemporalis versorgen. Aus dem abgespaltenen rostralen Teil entsteht die prootische Lateralisgruppe (Abb. 5a), die sich weitgehend den Bahnen der Nn. trigeminus und facialis anschließt. Zwischen beiden Systemen besteht eine dünne Verbindung durch eine feine Anastomose zwischen dem Ramus opercularis VII und dem Ramus opercularis X (Abb. 8, links oben). Im Bereich des letzteren konnten aber bisher keine Neuromasten gefunden werden. Eine gleiche Anastomose kommt bei Menidia vor und wird von Herrick (1899) als somato-sensibel angesehen. Cole (1898) hat eine solche bei Gadus nicht gefunden.

Die Lateralisnerven verlaufen im einzelnen folgendermaßen:

1.) Die metaotische Gruppe

Der Lateralis X verläßt die Medulla oblongata dorsad rostrad vom Ursprung des IX. Nerven und dorsad caudad von der caudalen Abteilung des VIII. Nerven (Abb. 11). Er überquert - ein langgestrecktes Ganglion bildend - den Vagus und tritt durch den Schädel zusammen mit jenem durch ein gemeinsames Foramen im Exoccipitale (Abb. 12) in ventral-caudal-lateraler Richtung, von wo er kurz darauf rostrad-laterad den Ramus opercularis X und den [illegible] bald wieder verzweigenden Ramus supratemporalis abgibt. Pankratz berichtet von Opsanus tau,

daß das Lateralis-X-Ganglion bis zum Stadium des freien Umherschwimmens der Jungfische (2o mm Länge) intracranial gelegen sei, bei Adulttieren befände es sich aber extracranial. Bei erwachsenen Tilapien stellt dieses Ganglion nur eine unwesentliche Verdickung des Nerven dar, die das Foramen ganz durchzieht.

Der R. supratemporalis (= R. oticus X) teilt sich in einen schräg nach vorne und oben ziehenden Ast, der in der Mehrzahl der Fälle ein ganz kurzes Stück den unteren Ast des Ramus lateralis accessorius begleitet, um von innen oben in den Cephalicus-Kanal einzutreten, wo er einen einzigen Neuromasten im Pteroticum versorgt (Abb. 3). In manchen Fällen berührt dieser Ast den Ramus lateralis accessorius inferior nicht (Abb. 4). Weitere sehr dünne Ästchen anastomosieren ebenfalls mit dem R. lat. acc. inf., verlassen diesen gleichfalls sehr bald wieder und ziehen dorsad zur Haut, wo sie wohl freie Neuromasten innervieren. Möglicherweise verlaufen in ihnen teilweise somato-sensible Fasern (vgl. Pankratz, S. 274, bei Opsanus tau). Der Hauptteil des R. supratemporalis wandert in dorsaler Richtung direkt unter das Supratemporale 1, nachdem er noch einen leicht in caudaler Richtung abgebogenen Ast abgegeben hat, der in den horizontal ausgerichteten Neuromasten des Supratemporale 1 zieht (Abb. 3 und 4). An der hinteren Unterkante des Supratemporale 1 trennt sich ein Ast ab, der von median den lang gestreckten (vertikal ausgerichteten) Neuromasten des Supratemporale 1 versorgt. Der Rest zieht unter dem Knochen im leichten Schwung nach oben, gibt ein nach hinten gebogenes Ästchen ab, das in einem Neuromasten endigt, der meistens nicht

vollständig versenkt wird. Es findet sich häufig darunter ein Knochentellerchen (wie in Abb. 3 gezeichnet), ein nicht voll ausgebildetes Supratemporale 2. Manchmal ist letzteres auch vollständig ausgebildet. In diesem Falle liegt der Neuromast in einem Kanal. Der Rest dieses Nerven überquert den Ramus lateralis accessorius superior und verzweigt sich in der Haut, wo er wohl freie Neuromasten innerviert. Peters (in Vorb.) gibt in dieser Region tatsächlich freie Neuromasten an. (Patrietale Querreihe).

Fast an der gleichen Stelle wie der R. supratemporalis geht nach vorne außen der R. opercularis X ab, der sich bald wieder teilt in einen Zweig, der zum Hinterrand des Operculum zieht, und einen anderen, der mit dem R. opercularis lat. VII anastomosiert (Abb. 8). Da am Hinterrand des Operculum keine Neuromasten zu finden sind, liegt die Vermutung nahe, daß es sich um ausgewanderte sensible Fasern des Vagus handelt.

Der Nervus lateralis lateralis zieht ein kleines Stück ventrad-laterad nach hinten und teilt sich dann in den Ramus lat. lat. superior und den R. lat. lat. inferior (Abb. 3, 5a und 2o).

Der untere Ast nimmt seinen Weg direkt in Schwanzrichtung dicht hinter die Spitze des Cleithrum (Abb. 2o), biegt dort nach außen unter die Haut, um dann von da an das Myoseptum horizontale bis zur Schwanzflosse zu begleiten. Unterwegs gibt er drei Anastomosen zum oberen Rumpfseitenliniennerven ab (Abb. 21). An der Größenzunahme des letzteren sieht man, daß dieser (zumindest vorwiegend) vom ventralen Ast Nervenfasern aufnimmt. Für den umgekehrten Fall gibt es mit den hier ange-

wandten Methoden keinen Nachweis. Bald nachdem der R. lat. lat. inf. den dritten Verbindungsast nach oben abgegeben hat, zieht zu dem unteren Seitenlinienkanal Schuppe für Schuppe je ein Ästchen, das häufig noch kleine Nebenästchen hat, die neben dem Kanal liegende freie Neuromasten innervieren. Kurz vor Beginn der Flosse teilt sich der Nerv in einen dorsalen und einen ventralen Ramulus. Ersterer biegt nach oben um, gibt ein Zweiglein zu dem bereits auf der Flosse liegenden letzten Kanalneuromasten ab, dann einige sehr feine Ästchen zu freien Neuromasten. Nun wendet er sich caudad und wandert fast immer zwischen dem 2. und 3. Flossenstrahl (von der Mitte aus nach oben gezählt) der Flosse entlang, wo er eine dichtbesetzte Reihe von freien Neuromasten versorgt. Der ventrale Ramulus biegt nach unten ab, gibt ebenfalls einige feine Ästchen zu freien Neuromasten ab und zieht meistens zwischen den dritten und vierten oder vierten und fünften Flossenstrahl (von der Mitte aus nach unten gezählt), wo er eine ebenfalls dicht besetzte, lange Reihe von freien Neuromasten über viele winzige Nebenästchen versorgt. Häufig unterscheiden sich die beiden Körperhälften darin, daß auf der einen Seite die untere freie Neuromastenreihe zwischen dem 3. und 4. und auf der anderen Seite zwischen dem 4. und 5. Flossenstrahl liegen. Dieser Fall wurde bei T. zillii, nilotica, und mariae angetroffen. Bei einem Exemplar von T. nilotica wurde der ventrale Ast auf der linken Körperseite zwischen dem 3. und 4. ventralen Flossenstrahl angetroffen, während er sich auf der rechten Seite in zwei Äste gegabelt hatte, die je eine Reihe von freien Neuromasten zwischen dem 3. und 4., beziehungsweise dem 4. und 5. ventralen Flossenstrahl innervierten.

Der Ramus lateralis lateralis superior zieht von der Gabelung aus zwischen die Spitze des Cleithrum und das Supracleithrum (Abb. 2o). Dort entläßt er zunächst einen dorsalen Ast, dessen Hauptteil als Seitenast den Neuromasten im Supracleithrum versorgt und der dann, nachdem er eine Anastomose vom Ramus accessorius lateralis inferior erhalten hat, sich unter der Haut dorsad bis kurz vor die Rückenflosse erstreckt. Unterwegs versorgt er vermutlich die freien Neuromasten dieser Region (Occipitale Querreihe, Peters), (Abb. 3 und 2o). Der R. lat. lat. sup. gibt kurz darauf einen weiteren Ast in dorso-caudaler Richtung ab, der in der Nähe zu freien Neuromasten zieht. In seinem weiteren Verlauf, zunächst dorso-caudad, dann caudalwärts abbiegend, entsendet er häufig alternierend dickere Ästchen zu den Kanalneuromasten der oberen Rumpfseitenlinie und dünnere zu freien Neuromasten in der Nähe. Unterwegs empfängt er die erwähnten drei Anastomosen vom R. lat. lat. inferior. Am hinteren Ende der Rumpfseitenlinie wandert er allmählich etwa zwei Schuppenreihen weiter ventrad, versorgt eine größere Anzahl von freien Neuromasten und endet schließlich dort am rostralen Beginn des Pedunculus.

2.) Die prootische Gruppe der Lateralisnerven entspringt der Medulla oblongata gemeinsam mit den Wurzeln der Nn. VII und V. Die zugehörigen beiden Ganglien sind weitgehend verwachsen mit den Ggl. geniculi und Gasseri. Der N. lateralis VII legt sich eng dem N. facialis an.

An jener Stelle, wo der Facialis die innere Vorderkante des Praeoperculum schneidet (von der Seite gesehen), gibt er

einen dünnen Ast in lateral-caudal-dorsaler Richtung ab, der den obersten Neuromasten (Nr. 6) des Praeopercularkanals innerviert (Abb. 5a). An der Eintrittsstelle in den Kanal[1] zweigt sich der R. opercularis VII inferior ab, der hinter dem Praeoperculum an die Außenseite des Operculum tritt, dort einen scharfen Bogen ventralwärts schlägt und in der Rinne des Operculum fast bis zu dessen Unterkante verläuft, um auf diesem Wege kurze Ästchen zu regelmäßig angeordneten freien Neuromasten (Operculare Reihe, Peters) in der darüberliegenden Haut abzugeben (siehe Abb. 5a und 8). An der oberen Biegung mündet die weiter oben beschriebene Anastomose zum R. opercularis X. Kurz vor der Gabelung des N. VII in die Rami hyoideus und mandibularis entspringt ein Ästchen, das zum 5. Neuromasten des Praeopercularkanals führt. Dieses setzt sich in einem ganz dünnen Astchen fort, das die hintersten freien Neuromasten auf der Außenseite des Praeoperculum versorgt. In der Mitte der genannten Verzweigung selbst zieht ein Ramulus zum 4. Neuromasten des Praeopercularkanals. Der R. hyoideus ist ganz frei von Lateralisfasern. Im weiteren Verlauf des R. mandibularis VII zweigen verschiedene dünne Nervchen ab, die auf der lateralen Außenseite des Praeoperculum freie Neuromasten innervieren (Abb. 2e und 8). Ein in Dorsalrichtung verlaufendes Ästchen hat höchstwahrscheinlich dieselbe Funktion. Zu den weiteren drei versenkten Neuromasten (3 - 1) des Praeopercularkanals zieht je ein

---

1) Bei einem der untersuchten Tiere entsprangen das Nervchen für den Neuromasten und der etwas dünnere R. opercularis dicht nebeneinander am Truncus hyomandibularis.

Zweiglein direkt vom Ramus mandibularis VII ventrad. Die Kanalneuromasten werden hier überall von sehr viel dickeren Fasern innerviert als die freien Neuromasten (Abb. 2e). Dies entspricht genau dem Sachverhalt, den Herrick 1899 bei Menidia beschreibt.

Der Neuromast des Articulare wird nicht immer versenkt. In solchen Fällen ist gewöhnlich auch kein Kanalstück ausgebildet (Abb. 8 und 9). Dann zieht das entsprechende Nervchen bei manchen Exemplaren in die Haut, sonst in den Knochenkanal (Abb. 1o, a, b, c). Manchmal können Neuromasten überhaupt fehlen (Abb. 5a).

Die Zahl der versenkten Neuromasten im Dentale ist unterschiedlich. Oft sind nur zwei auffindbar; es können auch drei oder vier sein. Die Abb. 1o a stellt die wohl vollständigste Reihe dar, allerdings sind einige Kanalöffnungen und ein Neuromast sehr klein. Die Frage, ob dieser kleine Neuromast nachträglich rückgebildet wurde, ist offen, ebenso, ob die sehr enge zweite Öffnung im Knochen sich in der Haut überhaupt noch fortsetzt.

Diese Neuromasten werden wie folgt innerviert:
Der R. mand. VII internus zieht innen am Kiefergelenk vorbei, gibt dort durch den Knochen ein Ästchen zum Articular-Neuromasten ab, ebenso einen Ast, der den 4. und 3. Dentalneuromasten versorgt. Dann zieht er nahe an der oberen Innenkante des unteren Teiles der Mandibel und unteren Innenkante des Articulare entlang und entsendet dann einen Ast zum 2. Dentalneuromasten. Danach empfängt er eine Anastomose vom V. Nerven, um schließlich im 1. Kanalneuromasten der Mandibel zu enden.

Cole kennt bei Gadus eine solche Verbindung zwischen V und VII im Lateralisbereich nicht. Auch bei Opsanus tau (Pankratz) wird der R. mand. V nicht von Lateralisfasern begleitet. Bei Menidia (Herrick) sind zwar zwei Anastomosen zwischen dem R. mand. V und dem R. mand. VII vorhanden, aber keine, die der hier erwähnten genau entspricht. Der Vergleich mit Menidia läßt aber doch vermuten, daß es sich bei den anastomosierenden Fasern um somato-sensible Fasern handelt, die das Nervchen zum 1. Kanalneuromasten ein Stück begleiten.

Die Verhältnisse sind hier bei den einzelnen Individuen recht unterschiedlich. Meist werden vor der Vereinigung der beiden Nerven 2 - 3 Kanalneuromasten versorgt und nach ihr noch ein weiterer. Die hinteren beiden Dentalneuromasten (3 und 4) sind häufig zu einem einzigen vereinigt. Die Abb. 1o b zeigt einen Fall, bei dem sie sehr nahe beieinander liegen. Eine andere Variante, die bei T. zillii gefunden wurde, zeigt die Abb. 1o c. Hier sind der Articular-Neuromast und der am weitesten caudal gelegene Dental-Neuromast einem gemeinsamen Nervchen angeschlossen. Die andere Körperhälfte desselben Tieres weist die bei den anderen Individuen meistens beobachteten Verhältnisse auf.

Der R. oticus VII entspringt dem rostralen Lat. VII-Ganglion. Er lehnt sich dem N. lateralis accessorius inferior eng an und versorgt lediglich drei Kanalneuromasten durch drei von letzterem sich absondernde Ramuli (Abb. 6a). Gleich nachdem der N. lat. acc. inf. den Ganglienkomplex verlassen hat, zieht ein Ästchen in schräg ventral-lateraler Richtung von ihm weg zum Infraorbitale 5. Ein Stück weiter außerhalb verläßt ihn ein weiteres

Zweiglein zum Infraorbitale 6. Der restliche Anteil wandert mit dem N. lat. acc. inf. im Bogen unter das Sphenoticum, um in den Neuromasten der Pars sphenotici zu enden (siehe Abb. 5a).

Die anderen Neuromasten der Infraorbitalreihe werden von Lat. VII-Nerven versorgt, die den Truncus maxillo-mandibularis ein kurzes Stück weit begleiten. Sehr bald schon sondert sich ein Ast ab, der zum Infraorbitale 4 zieht und mediad von diesem sich gabelt. Der caudale Abschnitt zieht direkt in den Kanal des Infraorbitale 4, der andere wendet sich rostrad, um in das Infraorbitale 3 zu ziehen (Abb. 6a und 7). Für den ganzen Ast wäre wohl die Bezeichnung Ramus buccalis externus angebracht (homolog zu den Verhältnissen, die Cole bei Gadus beschreibt (1898).

Etwa in der Gabelung des Truncus infraorbitalis in den Ramus maxillaris und den Ramus mandibularis V sondern sich einige rostrad ziehende, sich weiter verzweigende Nervchen unterschiedlicher Funktion ab, darunter eines für den Kanalneuromasten des Infraorbitale 2.[1] Von ihnen werden unter anderem die im Lacrimalkanal, beziehungsweise auf der Haut laterad vom Lacrimale (=Infraorbitale 1) liegenden Neuromasten versorgt. Die Ausbildung dieses Abschnittes unterliegt großer Variabilität. Die Abb. 6a zeigt den vollständigsten Fall, der bei T. nilotica selten ist, aber sonst sehr häufig vorkommt; die Abb. 6 b-e zeigen verschiedene Varianten. In vielen Fällen sind die Kanäle

---

1) (Von letzterem zweigt häufig ein kurzes Ästchen ab, das zur Haut zieht (Abb. 7). Ob es einen freien Neuromasten oder andere Hautsinnesorgane innerviert, ist offen).

des Lacrimale nur teilweise oder garnicht ausgebildet. Meistens werden die drei hinteren Neuromasten der Pars lacrimalis von einem gemeinsamen Nervenast versorgt, der in der Gabelung entspringt, während der Ast für den vordersten den R. maxillaris noch ein Stück weit begleitet. Ein Teil der freien Neuromasten des Nasalgebietes wird wahrscheinlich durch kleine Ästchen (Rr. buccales) innerviert, die die dorsale Abteilung des R. maxillaris nach dessen Gabelung noch ein Stück weit begleiten und dann zur Haut ziehen (Abb. 9). Hier begegnen sich die Versorgungsbereiche der infra- und der supraorbitalen Lateralis-Innervation. Dieses ist in der Abb. 9 gut zu erkennen. Die in dieser Arbeit angewendeten Methoden lassen leider nicht erkennen, welche der gezeichneten Nervchen Lateralis- oder andere Funktionen haben.

Hin und wieder wurde eine winzige Anastomose zwischen dem infra- und dem supra-orbitalen Nerven in der Nasalgegend gesehen, die möglicherweise Lateralischarakter haben könnte.

Merkwürdigerweise finden sich stellenweise Neuromasten, die auf 2 Wegen innerviert werden. Erstmalig fiel dies auf bei einem Exemplar von T. melanotheron macrocephala, siehe Abb. 1. Man könnte in diesem Falle von einer Anastomose zwischen benachbarten Rami buccales sprechen. Bei manchen Kanalneuromasten des Praeoperculare und des Frontale verläßt das Nervchen den Hauptnerven in mehreren Portionen. Auch die drei Anastomosen zwischen den beiden Rumpfseitenliniennerven lassen an eine Innervation über zwei Wege denken. Siehe hierzu auch die Abb. 6b, 19 und 21.

Der zumeist mit den vereinigten Rami ophthalmici profundi und superficiales in engem Verband verlaufende Ramus ophthalmicus superficialis lateralis (man kann alle Anteile unter dem Namen Truncus supraorbitalis zusammenfassen) innerviert durch einzelne dorsad verlaufende Nervchen die vier Neuromasten des Frontalkanals und den einzigen des Nasalkanals (Abb. 5a und 19). Im Nasalbereich versorgt er einen Teil der dort vorhandenen freien Neuromasten.

Manchmal ist der R. ophth. superf. lat. stückweise nur locker mit dem übrigen Truncus supraorbitalis verbunden. Bei einem Exemplar von T. melanotheron macrocephala zogen diese Nerven auf der einen Körperseite mehrere Millimeter entfernt nebeneinander her, während sie auf der anderen Seite den sonst üblichen Verhältnissen entsprachen.

Der Trigeminus-Facialis-Komplex

Wie es bei Teleostiern allgemein der Fall ist, stehen auch bei den Cichliden der V. und der VII. Kopfnerv in enger Beziehung zueinander. Sie verlassen die Medulla oblongata dicht nebeneinander rostrad der vorderen N.-VIII-Wurzel. Die Verhältnisse sind in der Abb. 17 dargestellt. Die Wurzeln gehen allmählich in den zusammengesetzten Ganglienkomplex über, der mit zwei Sympathicus-Ganglien in enger Beziehung steht (Abb. 18). Er besteht aus den beiden weiter oben schon erwähnten Lateralis VII-Ganglien, sowie dem Ggl. Gasseri und dem Ggl. geniculi. Der Durchtritt durch den Schädel erfolgt im

Prooticum (nach Goedel). Wie die einzelnen Nerven den Ganglienkomplex von hier aus verlassen, zeigt die Abb. 17.

Der Truncus hyomandibularis.

Der dicke Stamm, der über dem auf der Abbildung 17 zu zwei Dritteln noch sichtbaren Sympathicusganglion 2 in ventral-caudal-lateraler Richtung zieht, ist der Truncus hyomandibularis des Facialis. Diesen verläßt sehr bald in caudaler Richtung im Bogen der R. opercularis profundus VII, ein motorischer Nerv. Ein ebenfalls motorischer Ast wandert von fast der gleichen Ursprungsstelle, aber auf der medianen Seite in rostraler Richtung ab. Er zieht unter die Orbita (Abb. 17) und versorgt den Musculus adductor arcus palatini. Herrick faßt ihn auf als einen Ast des Ramus opercularis profundus VII. Bald danach zweigt der R. opercularis superficialis ab (Abb. 8), der größtenteils ein Lateralisnerv ist. Er hat eine dünne Anastomose mit dem spärlich ausgebildeten R. opercularis X, den Herrick bei Menidia als somato-sensibel ansieht.

Der Truncus hyomandibularis zieht hinter einem medianen ventral gelegenen Vorsprung des Sphenoticum vorbei nach außen und bildet unter dem Praeoperculum ein Knie, indem er sich etwas nach vorne geneigt entlang dem Praeoperculum zur Ventralseite wendet. Kurz vor dem Umbiegen gibt er einen Ramulus zum 5. Praeoperculareuromasten ab. Bald danach teilt er sich in den auf der Caudalseite des Hyomandibulare ventrad weiterziehenden R. hyoideus und den R. mandibularis VII, der die konkave Innenkante des Praeoperculum nach vorne begleitet. Abb. 8 zeigt den weiteren Weg des R. hyoideus. Unter dem Praeoperculum zweigen mehrere kleine Nervchen ab. Das erste, das aus zwei

später miteinander anastomosierenden Ästen besteht, verzweigt sich über die Hautzonen über und unter der caudalen Hälfte des Interoperculums, des rostralsten Teils des Suboperculums und unter der ventralen Kante des Operculums.

Der nächste vom R. hyoideus abzweigende Ramulus verzweigt sich über der medianen Fläche des Interoperculums, durch welches seine Endigungen an mehreren Stellen nach außen hindurchtreten.

Kurz vor der größten Krümmung der konvexen Innenkante des Praeoperculums, teilt sich der R. hyoideus auf der Innenseite des dieses unterkragenden Interoperculums in zwei größere und einen dazwischen liegenden kleinen Teil.

Der am weitesten rostral gelegene Ast zieht im Bogen nach vorne, an der Ventralkante des Epi- und Ceratohyale entlang. Zwischen dem zweitvordersten und vordersten Radius branchiostegus teilt er sich in mehrere Ästchen. Zwei davon überqueren letzteren auf der Außenseite; der eine scheint sensorisch zu sein und der andere versorgt offensichtlich die nahegelegene und rostrad liegende Muskulatur. Die beiden innen gelegenen Ästchen sind motorischer Natur.

Der mittlere Ast teilt sich sofort wieder in 2 Hälften, manchmal zweigt deren hintere auch erst etwas später aus dem hinteren Ast ab. Es scheinen sowohl sensorische als auch motorische Elemente beteiligt zu sein.

Der hintere Ast versorgt das untere Operculargebiet und ist wohl rein sensorisch.

Der Ramus mandibularis VII zieht mit der konkaven Innenkante des Praeoperculum nach vorne. Seine einzelnen Abzweigungen im Praeopercularbereich wurden bereits bei der Beschreibung des Lateralissystems genannt. Wie weit mit jenen noch viscero-sensible Fasern zu Geschmacksknospen in der Haut mitwandern, läßt sich mit den Methoden der vorliegenden Arbeit nicht entscheiden. Die erste Anastomose zwischen dem R. mand. VII und dem R. mand. V, die Herrick bei Menidia beschreibt, ist bei Tilapia nicht zu finden. Eine winzige Anastomose ganz im peripheren Bereich oberhalb des Praeoperculum wird jener wohl kaum homolog sein. Wie Abb. 8 zeigt, zieht der Nerv weiter nach vorne an die Innenseite des Articulare, indem er in einem nach innen gewölbten Bogen das Kiefergelenk umgeht.

Ein Fall individueller Variationsmöglichkeit sei nicht unerwähnt, weil seine Nichtbeachtung späteren physiologischen Untersuchern Schwierigkeiten bereiten könnte (Abb. 1o b): Auf der Höhe des Vorderendes des Quadratum verläßt - nur auf der einen Körperseite des Tieres - etwa ein Zehntel der Fasern den R. mand.V zieht parallel zu ihm oberhalb weiter, empfängt eine weiter unten beschriebene winzige Anastomose vom Trigeminus und vereinigt sich wieder mit dem Hauptstamm zwischen dessen nächster und übernächster Abzweigung.

Bereits auf der Innenseite des Kiefergelenks spaltet sich ein unterer, etwas dünnerer Ast ab, der sofort darauf einen Ast zum Articularkanal durch ein Foramen im Articulare abgibt (Abb. 1o a). Manchmal entläßt der Hauptnerv auch zuerst das Nervchen für den Articularkanalneuromasten und wird dann noch

ein kurzes Stück vom eben beschriebenen unteren Ast begleitet. Dieser zieht dann weiter zum Dentalkanal. Bei einem Exemplar von T. nilotica findet sich in der Nähe der Gabelung eine winzige Anastomose zum Trigeminus.

Der obere Ast des R. mand. VII zieht innen am Dentale entlang (Abb. 9). Etwa auf der Höhe der Mitte dieses Knochens wandert ein dünner Ast schräg nach vorne innen: zur Schleimhaut. Bald danach zweigt ein weiterer Ramulus in gleicher Richtung ab, der sich mit einem Ausläufer des R. mand. V vereinigt. Die Ausläufer des mit dem R. mand. V vereinigten Astes verteilen sich in unterschiedlicher Weise auf die in der Nähe liegende Haut und innervieren auch den ersten Dentalkanalneuromasten, falls dieser vorhanden ist.

Der Ramus palatinus facialis.

Der Ramus palatinus facialis entspringt dem V-VII-Ganglienkomplex in ventraler Richtung und nimmt seinen Weg zwischen den diesen zugeordneten beiden Sypathicusganglien hindurch mediad ventrad, um bald unterhalb der Orbita nach vorne zu ziehen (Abb. 18 und 17). Ein Stück weit begleitet er das Parasphenoid, wendet sich dann etwas mehr ventrad, gibt mehrere Ästchen zu den Schleimhäuten des mittleren vorderen Mundhöhlendaches ab, wandert im Bogen zwischen Vomer und Ethmoid hindurch nach vorne zum Praemaxillare (Abb. 5, 9, 22a und 22b). Dort versorgt er die Schleimhaut auf dessen Innenseite, tritt in enge Beziehung zum Ramus maxillaris inferior. Es ist durchaus möglich, daß er

über diesen auch mit der Schleimhaut auf der Außenseite der Lippen - allerdings nicht an der Schnauzenspitze - und mit den Zähnen in Verbindung steht.

Eine individuelle Variante fand sich bei einem Exemplar von T. nilotica: Im Bereich der Abbiegung am Parasphenoid nach unten teilte sich der Nerv in zwei im Bogen von einander getrennt laufende Teilstücke, die sich auf der Höhe des Vomer wieder vereinigten.

Der Truncus supra-orbitalis.

Der Truncus supra-orbitalis ist bei den Teleostiern zusammengesetzt aus: den Rami ophthalmici profundus und superficialis V und dem Ramus ophthalmicus superficialis lateralis. Weiterhin kann er noch viscero-sensible Fasern aus dem Facialis erhalten. Wie die Abb. 17 zeigt, führt er dazu noch für ein ganz kurzes Stück den Ramus lateralis accessorius superficialis mit sich. Dieser wird gesondert besprochen. Während seines Verlaufes entlang der Innenseite des Frontale - über der Augenhöhle, schräg zur Mitte ziehend - gibt der Tr. supra-orbitalis eine Reihe von kleinen Ästchen ab (Abb. 19). Die betreffenden Lateralisäste wurden schon besprochen. Einige andere Ausläufer zur Haut sind auch auf der Abb. 3 zu sehen.

Die Abb. 19 zeigt die Verhältnisse im oberen Teil der Orbita. Diese wird geflechtartig von einer Reihe von untereinander anastomosierenden Nervchen ausgefüllt, die den Truncus supraorbitalis in gleicher Abfolge wie die Abgänge zu den

Frontalkanal-Neuromasten verlassen. Am Ende des Nerven treten einige Verflechtungen mit Ausläufern des R. maxillaris superficialis auf (im Nasalgebiet). Diese können unterschiedlich ausgebildet sein. Als Beispiel sei auf die Abb. 9 verwiesen.

Der Nervus lateralis accessorius

Der N. lateralis accessorius kommt bei weitem nicht bei allen Knochenfischen vor. Sein prootischer Anteil wandert häufig in den Trigeminus und Facialis ein, und sein metaotischer Anteil kann sehr unterschiedlich ausgebildet sein. (Näheres bei V. Graf Haller in Bolk/Göppert, 1934). Es handelt sich um ein viscero-sensibles System, das dem Facialis entspringt und mit jedem Spinalnerven über mindestens zwei Bahnen in Beziehung steht. Bei Tilapien besteht es aus zwei den ganzen Körper überziehenden Nerven.

Der R. lateralis accessorius superior wandert mit dem Truncus supraorbitalis ein kleines Stück in rostraler Richtung (s. Abb. 17), dann wendet er sich dorsad ab, indem er durch ein Foramen wieder in das Innere des Schädels eintritt (Abb. 19), dort zieht er am Knochen entlang leicht rückwärts und zur Mitte. Durch ein Foramen tritt er in die Crista des Parietale ein, und verläßt diese in ihrem oberen Drittel auf der Medianseite (Abb. 3 und 5a) und zieht durch die Muskulatur zur Haut, dann direkt unter der Haut schräg nach hinten, dicht neben der Dorsalflosse vorbei, über den ganzen Rücken bis zum Schwanz. Während seines ganzen Verlaufes nimmt er von jedem Spinalnerven mindestens eine Anastomose auf. Jeder Strahl der Rückenflosse

wird ein Stück weit auf seiner Caudalseite von einem Nervchen begleitet, das aus Fasern vom Lat. acc. und dem R. communicans des jeweilig zugehörigen Spinalnerven zusammengesetzt wird. Manchmal sind vor dem Eintritt dieses Nervchens in die Flosse noch dünne Abzweigungen zur Haut zu beobachten. Etwa auf der Höhe der Mitte der Rückenflosse besteht eine dünne Anastomose zu einem v e n t r a l e n Ast eines Spinalnerven. Sie zieht vom R. lat. acc. sup. zuerst ein kurzes Stück dorsad zur Haut, dann dicht unter dieser im Bogen ventrad. Etwas weiter hinten folgt eine zweite Anastomose, die ebenfalls entlang der Haut verläuft, jedoch ohne den dorsalen Bogen zu machen.

Dicht hinter der Rückenflosse zweigt ein sehr starker Ast nach der Ventralseite hin ab, der sich vorwiegend auf der dorsalen Hälfte der Haut des Pedunculus verteilt und mit mehreren Spinalnerven Beziehung aufnimmt. Die individuelle Variabilität ist in diesem Gebiet, sowohl bei T. nilotica als auch bei T. zillii sehr groß. (Für die anderen Arten liegen hier keine Ergebnisse vor). Der soeben beschriebene Ast kann schon auf der Höhe des letzten Drittels der Rückenflosse, aber auch erst in der Nähe der Schwanzflosse abzweigen. Er kann auch durch mehrere kleine Ästchen ersetzt werden oder sich bis weit über die ventrale Körperhälfte ausbreiten. Meistens unterscheiden sich die beiden Körperseiten des gleichen Tieres in diesem Gebiet sehr stark voneinander.

Der R. lat. acc. superior mündet schließlich kurz vor der Schwanzflosse in einen großen R. communicans, der von mehreren Spinalnerven gebildet wird und in die Schwanzflosse zieht.

Der Ramus lateralis accessorius inferior entspringt separat dem V-VII-Ganglienkomplex (Abb. 17), verläuft dann - wie man den Abbildungen 3 und 5 entnehmen kann - durch das Sphenoticum nach außen, wandert dann fast geradlinig auf der Innenseite des Dermosphenoticum und des Supratemporale nach hinten, um am Hinterrand des Supracleithrum ventrad abzubiegen. Hinter der Brustflosse entläßt er einen Ast in diese, der mit einem Spinalnerven in Verbindung tritt. Dann gibt er einen Ramulus ab, der sich in der Haut unterhalb des Brustflossenansatzes fein aufzweigt.

Der weitere Verlauf des R. lat. acc. inf. führt in Caudalrichtung oberhalb an den Bauchflossen vorbei. In letztere entsendet er ein Ästchen, das mit zwei Spinalnerven verbunden ist. Eine weitere kleine Abzweigung wandert caudad zur Haut. Wie der dorsale, steht auch der ventrale Lat. Acc. mit allen Spinalnerven in Verbindung. Sein weiterer Weg führt zur Analflosse, die wiederum als Begleiter für ihre Flossenstrahlen je einen Ramulus von gemischter Zusammensetzung erhält. Es fragt sich, wie weit die Fortsetzung des R. lat. acc. inf. nach hinten, die entsprechend dem R. lat. acc. sup. schließlich in den letzten, größten, von mehreren Spinalnerven gebildeten ventralen R. communicans mündet und in die Schwanzflosse zieht, noch Fasern enthält, die der R. lat. acc. inf. aus dem Kopfbereich mitgebracht hat. Die Vielzahl der Anastomosen zwischen dem R. lat. acc. inf. und den Spinalnerven im Gebiet der Analflosse und der ventralen Hälfte des Pedunculus ist nicht Gegenstand dieser Arbeit

Der Truncus maxillo-mandibularis.

Der Truncus maxillo-mandibularis entspringt dem V-VII-Ganglienkomplex direkt hinter dem Augenmuskel M. rectus posterior. Er enthält somato-sensible und motorische Fasern und Lateralisanteile, die, wie erwähnt, als Rami buccales die Neuromasten der Infraorbitalreihe (abgesehen von den beiden am weitesten caudal gelegenen) und die in deren Gebiet gelegenen freien Neuromasten versorgen. Schon sehr bald nach seinem Ursprung gibt er verschiedene dünne Äste ab, die zur Haut ziehen (Abb. 7). Zwei von diesen versorgen das Gebiet über dem Musculus adductor mandibulare und einem Teil des Praeoperculum. Ein weiterer Ast versorgt die Neuromasten im 3. und 4. Infraorbitalknochen (Abb. 7).

Unterhalb der Orbita teilt sich der Truncus maxillo-mandibularis in den R. maxillaris und den R. mandibularis. In der Gabelung entspringen einige kleine sensible Nerven, deren Verlauf der Abb. 7 zu entnehmen ist. Es ist auch ein R. buccalis dabei, der den Kanalneuromasten des 2. Infraorbitalknochens und maximal drei Kanalneuromasten des Lacrimale versorgt, oft auch schon der nächste Buccalis für den vordersten Kanalneuromasten des Lacrimale und die in dessen Umgebung liegenden freien Neuromasten (Abb. 6). Der R. maxillaris zieht dann direkt unter der Orbita weiter nach vorne, gibt einen weiteren sensiblen Nerven ab, der in das ventral vom Lacrimale gelegene Gebiet läuft, und teilt sich kurz darauf in den R. max. sup. und den R. max. inf. (Abb. 7).

Der R. max. sup. wandert dann über das Palatinum, unter dem vorderen Ende des Nasale hindurch in die Mitte zum Praemaxillare (Abb. 5, 9 und 22). An dessen Oberfläche nimmt er seinenWeg nach vorne, gibt unterwegs noch einige dünne Ästchen zur Haut ab, dann eins, das in den Knochen hineinzieht, um sich schließlich über dem mittleren Hautbereich der Oberlippe vielfältig zu verzweigen.

Der Ramus max. inf. zieht über das Ectopterygoid unter dem Lacrimale hindurch nach vorne. An der Vorderkante des Ectopterygoid gibt er einen Ast ab, der zur Außenfläche des Maxillare führt und sich auf ihr ventralwärts wendet, verzweigt und in die Haut der umliegenden Zone führt (Abb. 9). Ein dünnes Ästchen zieht unter dem Maxillare hindurch schräg in mediane Richtung, tritt dann aber sofort nach außen, um in der Hautfalte hinter der Oberlippe sich aufzufasern.

Der Hauptnerv wandert unter dem Maxillare hindurch, wendet sich nach außen, empfängt eine Anastomose am Ende des R. pal. VII und verzweigt sich vielfältig in drei Gruppen: Eine bildet ein feines Netzwerk auf der Oberfläche der Haut, die zweite tritt durch ein Foramen ins Innere des Praemaxillare und entsendet dort Ausläufer in die einzelnen Zähne. Die dritte Gruppe versorgt die Haut unmittelbar hinter den Zähnen. Der R. mandibularis V wandert nach der Aufgabelung in maxillaris und mandibularis allmählich schräg nach vorne, unten und außen. Sehr bald gibt er ventrad in zwei Hauptportionen den motorischen Nerven für den Musculus adductor mandibulare ab (Abb. 5). Manchmal kann auch ein kleiner Strang zusätzlich separat abgesondert werden, der die gleiche Funktion

hat. Der Weg des R. mand. V verläuft auf der Innenseite des M. add. mand. über das Mesopterygoid und das Quadratum hinweg zur Innenseite des Articulare. Vorher gibt er einen Ast ab, der etwas weiter ventralwärts zieht und sich auf die Außenseite desselben Knochens begibt: den R. mand. ext. V. Von diesem zweigt wiederum ein winziges Ästchen zur Innenseite des Knochens ab (Abb. 2 a, b, 8 und 9).

Der R. mand. ext. V verzweigt sich auf dem Articulare in mehrere feine Äste, die sich über die Haut im ganzen Bezirk des vorderen Drittels des Interoperculum, des Articulare, des Angulare und des Dentale verteilen. Die Abb. 2 a, b, 8 und 9 zeigen nicht alle Fasern dieses überaus feinen und individuell etwas variablen Netzwerks.

Der R. mand. internus V gibt gleich nach seiner Trennung vom externus einen weiteren Ast ab, der aber auf der Innenseite des Articulare bleibt. Er ist motorisch. Oberhalb des Meckel'schen Knorpels teilt sich der Internus in zwei Hauptzweige. Der dorsale tritt durch ein Foramen in das Dentale ein und verzweigt sich dort vielfältig. Ein Teil der Fasern tritt durch eine Öffnung im Dentale auf die Außenseite, wo er sich bäumchenartig zur Haut hin aufteilt. Im Dentale selbst werden die Zähne innerviert. Einige kleinere Nervenbündel schließlich wandern zur Schleimhaut auf die Medianseite des Dentale.

Der ventrale Hauptzweig des R. mand. int. V wandert im Bogen um den Meckel'schen Knorpel herum (zwischen diesem und dem Articulare), daher führt er auch den von Gaupp geprägten Namen: "N. circumflexus". Er gibt dann einen Ast nach vorne ab, der

mit dem R. mand. VII anastomosiert und sich gleich wieder aufzweigt (Abb. 10 a). Ein Teil wandert durch ein separates Foramen in das Dentale (Abb. 9), vereinigt sich mit den Fasern des oberen Hauptzweiges und beteiligt sich an der Innervation der Zähne. Der Rest zieht teils direkt, teils durch den Knochen zur Außenhaut. Die Beziehung dieses Abschnittes zum Lateralis-System wurde bereits weiter oben beschrieben.

Der ventrale Hauptzweig verläuft dann ventralwärts, biegt nach hinten um, versorgt den Musculus geniohyoideus und den Musculus intermandibularis und gibt sensible Zweige zur Haut ab.

Die Vagusgruppe

Die Vagusgruppe verläßt caudad-ventrad vom Nervus glossopharyngeus die Medulla oblongata (Abb. 17). Sie tritt aus dem Schädel gemeinsam mit dem Lateralis X durch ein Foramen im Exoccipitale (Abb. 12). Kurz darauf teilen sich ihre sensiblen Anteile in vier Äste, die in vier ungefähr gleich groß erscheinende Ganglien münden, während die motorischen Anteile zumindest in ihrer Mehrzahl selbständig geführt werden (Abb. 13). Das am weitesten rostral gelegene Ganglion ist das Ganglion X_1 (Abb. 12), das folgende das Ganglion X_2, das dritte das Ganglion X_3 und das vierte ist zusammengesetzt aus dem Ganglion X_4 und den Ganglien des R. oesophagus und des R. intestinalis. Wie die Abb. 13 zeigt, gehen motorische Elemente des Vagus ganz eigene Wege. Ob es sich hierbei um alle motorischen Anteile des X. Nerven handelt, ist mit den hier verwendeten Methoden

nicht zu klären. Die motorische Wurzel des 1. Vagusastes zieht caudal am zugehörigen Ganglion vorbei, empfängt einen kleinen Ast vom danebenliegenden Sympathicusganglion 4 (Abb. 13) und setzt sich im Ramus posttrematicus X_1 kurz nach dessen Abtrennung vom R. praetrematicus (Abb. 14 a, b) fort. Motorische Anteile der anderen Vagusäste verlaufen zunächst - wie Abb. 13 zeigt - unter dem Ggl. X_3 als gemeinsamer Strang, von dem aus die einzelnen Äste aber bald in die entsprechenden Vagusäste abzweigen. Ein Beweis dafür, daß diese Fasern wirklich motorischer Natur sind, ist neben dem Fehlen eines Ganglions dadurch gegeben, daß ein Teil von ihnen in die Levatormuskulatur des Kiemenkorbes einwandert. (In der Abb. 12 sind diese Äste über den Ggl. X_1 und X_2 abgeschnitten). Die vielfältigen Beziehungen zwischen dem N. vagus und dem Sympathicus kann man der Abb. 13 entnehmen.

Diese Verhältnisse unterscheiden sich stark von den von Herrick bei Menidia beschriebenen. Dort ziehen - wie es ja auch sonst meistens der Fall ist, z.B. bei Gadus und Opsanus - die motorischen Äste durch die Ganglien hindurch und die Vagusganglien sitzen dicht beieinander, wobei die beiden vordersten noch einigermaßen selbständig sind.

Die übrigen Verhältnisse beim Vagus der Tilapien entsprechen ungefähr dem im Lehrbuch bekannten Schema: Der jeweilige R. posttrematicus enthält neben sensiblen die motorischen Anteile für den zugehörigen Kiemenbogen. Der jeweilige R. praetrematicus tritt an den vorhergehenden Kiemenbogen. Die Abgänge der Rami pharyngei erfolgen unregelmäßig wie bei Menidia. Die Abbildungen 14 a, b und c geben Auskunft über die Verte-

lung der einzelnen Zweige, auch der motorischen. Eine vollständige Homologisierung und Beschreibung dieses Systems liegt nicht im Rahmen der Zielsetzung dieser Arbeit. Bei dem in der Abb. 14 gezeichneten Exemplar ist die Gangliengruppe des dritten Vagusastes etwas näher an die des 4. Vagusastes des Intestinalis und des Oesophagi gerückt als es sonst bei Tilapia zu beobachten ist. Es mag sich hier um eine individuelle Variante oder um ein Artefakt handeln. Die Abb. 12 zeigt den gewöhnlichen Fall. Die lateralen Abteilungen der Rami posttrematici verlassen jeweils am vorderen Ende ihres Kiemenbogens diesen in dorsaler Richtung und verzweigen sich fein in der umliegenden Zone des Mundbodens.

Der N. glossopharyngeus

Der Nervus glossopharyngeus tritt aus der Medulla oblongata zwischen dem hinteren Ast des Nervus stato-acusticus und der Ursprungsstelle des Vagus und schräg ventro-caudal vom Austritt des N. lateralis vagi (Abb. 11). Er verläßt den Schädel durch ein eigenes Foramen im Exoccipitale, das ventrad-rostrad von dem des Vagus liegt (Abb. 13). Der Vorderrand des Foramens wird manchmal vom Prooticum gebildet (Goedel, in Vorbereitung).

Der Nerv zieht nach vorne, unten und außen und gerät über das 3. Sympathicusganglion in einen komplizierten Bezug zum Grenzstrang, der auf der Abb. 13 dargestellt ist. Motorische Anteile geraten - wie hier deutlich zu sehen ist - in den Ramus posttrematicus. Dieser ist wie ein posttrematicus vagi aufgebaut. Sein äußerer Ast ist rein sensorisch und begleitet das

Ceratobranchiale I auf der Außenseite (Abb. 14 a), wechselt aber gegen Ende auf seine Ventralseite über, um zwischen dem Hypobranchiale I und dem Ceratohyale im Mundboden aufzutauchen. Die andere Abteilung des Ramus posttrematicus ist motorisch. Der Ramus pharyngeus dorsalis IX und der R. praetrematicus IX sind bei den Knochenfischen nur ein Nerv, der von Graf Haller als pharyngeus gedeutet wurde. Dies stimmt auch mit der Ansicht von Herrick überein.

Besagter R. pharyngeus zieht vom Ganglion aus ein Stück rostrad, gibt dann einen dünneren Ast ab, der den Musculus levator arcus internus I (welcher von einem kleinen motorischen Ast des R. posttr. innerviert wird) umschlingt und zum R. posttrematicus zieht. Der größte Teil seiner Fasern schließt sich diesem an (Abb. 14). Kurz darauf wendet sich der R. pharyngeus dorsalis IX ventralwärts, empfängt eine Anastomose vom 2. Sympathicusganglion, die rein sympathisch, also keine Jakobson'sche Anastomose ist. Eine solche fehlt bei Tilapia wie bei Menidia.

Während des weiteren Verlaufes (Abb. 15) werden mehrere dünne Äste rostrad zum Munddach entsandt. Ein Ast spaltet sich caudad ab und zieht zur Innenseite des Operculum, wo er sich fein verzweigt. Ein zweiter caudaler Ast gerät in die Nähe des R. hymand. VII. Der Hauptnerv zieht zur Innenseite des Ceratohyale, wo er sich kompliziert aufspaltet.

Die Augenmuskelnerven

Die Verhältnisse bei den Augenmuskelnerven von Tilapia entsprechen ungefähr denen des Lehrbuches (Abb. 17). Der Nervus abducens entspringt der Ventralseite der Medulla oblongata auf der Höhe des VIII. Nerven. Sein Weg verläuft im Bogen leicht laterad nach vorne unter das Mesencephalon, von wo aus er sich ventrad-laterad abwendet und direkt zum Musculus rectus posterior (lateralis) zieht, den er versorgt.

Der Nervus trochlearis verläßt das Gehirn sehr weit vorne unter der Trigeminuswurzel (Abb. 18). Er durchwandert nahezu geradlinig die obere Hälfte der Orbita, um im Musculus obliquus superior zu enden.

Die übrigen vier Augenmuskeln werden vom Nervus oculomotorius innerviert, der zwischen der Überkreuzungsstelle der vier Recti und dem N. opticus ein Ganglion aufweist. Die Ganglienzellen sind aber nicht auf diese, seine größte Verdickung beschränkt. Man kann auf Schnittserien sehr leicht beobachten, daß viele Ganglienzellen mit den Nervenfasern aus dem Ganglion ausgewandert sind. Dieser Sachverhalt wurde auch schon von einigen früheren Autoren (z.B. Pankratz) beobachtet. Eine gewisse Verdickung erfährt der Nerv bereits vor der Abzweigung des Astes zum Musculus rectus superior (Abb. 18). Die Gabelung dieses Astes in zwei kleine Ramuli, die getrennt zum Muskel ziehen, tritt nicht immer auf. Nach der zweiten, größeren Verdickung geht rostrad der Ast zum M. rectus anterior (medius) ab (Abb. 17). Der Musculus obliquus inferior wird von einem

Ast innerviert, der einen Bogen um den M. rectus inferior schlägt und dann seinen Weg im Boden der Orbita nach vorne sucht. Der kurze Ast zum Musculus rectus inferior zieht vom verlängerten Ganglion nahezu geradeaus rostro-latero-ventrad.

An fast der gleichen Stelle wird der Ramus ciliaris brevis gebildet: aus einem Ast, der den Oculomotorius verläßt und einem weiteren, der von zwei sympathischen Ganglien herrührt (Abb. 18). Die Verflechtungen zwischen dem sympathischen System und dem N. oculomotorius sind in der Abb. 18 ausführlich dargestellt. Der Ramus ciliaris brevis zieht zur Unterseite des N. opticus (Abb. 17), begleitet diesen dann zum Augenbulbus, wandert entlang an dessen Ventralseite, um lateran in ihn einzutreten.

Der Ramus ciliaris longus empfängt ebenfalls Fasern von dem ventrad der Trigeminuswurzel liegenden Sympathicusganglion (Abb. 18) und vom vordersten Grenzstrangganglion. Er begleitet die dorso-caudale Kante des Musculus rectus anterior zum Augenbulbus und tritt in diesen auf seiner Doralseite auf der Höhe des Retraktormuskels ein. Seine auf den Abb. 17 und 18 dargestellte Verbindung zum Musculus rectus superior und seine vorübergehende Aufteilung in zwei Äste sind Variationsmöglichkeiten, die bei anderen Exemplaren nicht beobachtet wurden.

Über die morphologische Herkunft des "Ganglion ciliare" besteht in der Literatur eine gewisse Uneinigkeit; die Dinge sind bei V. Graf Haller ausführlich dargestellt worden. Viele Autoren nehmen an, daß wenigstens der Teil, dessen Ganglienzellen mit dem Oculomotorius ausgewandert sind (s.o.), zu diesem Nerven zu rechnen ist.

Die Beziehungen der Kopfnerven zum Sympathischen System

Dieses Gebiet soll hier nicht im Einzelnen behandelt werden. Es sollen mit Hilfe der Abbildungen 13, 16, 17 und 18 späteren Untersuchern nur ein paar Anhaltspunkte gegeben werden. Bei verhaltensphysiologischen Experimenten dürften sie überall dort von Interesse sein, wo Steuerungsprozesse des Autonomen Nervensystems in irgendeiner Form beteiligt sind.

Das Ganglion ciliare und das damit verbundene, unter der Trigeminuswurzel liegende, winzige sympathische Ganglion wurden im Zusammenhang mit dem Oculomotorius schon besprochen. Die Bezeichnungen der weiteren Ganglien sind bei den einzelnen Autoren unterschiedlich. Die Ursache hierfür liegt darin, daß man meistens ohne Rücksichtnahme auf Homologien von cranial nach caudal nummeriert hat. Unglücklicherweise ist aber gerade das am weitesten rostral gelegene (1.) Sympathicusganglion, das Herrick bei Menidia beschreibt, bei vielen anderen Fischen nicht gefunden worden. Bei Tilapia wurde es ebenfalls nicht beobachtet, es sei denn, man würde es mit dem in der Abb. 18 unter der Trigeminuswurzel abgebildeten Ganglion homologisieren, was aber wohl nicht berechtigt ist, da von ihm nicht, wie von dem bei Menidia beschriebenen, Fasern direkt in den Truncus supraorbitalis einwandern. Da aber Herrick sein 1. Sympathicusganglion nur in seinen Schnittserien beobachtet und, wie er schreibt, nur an der Zellgröße vom Ganglion Gasseri unterschieden hat, kann es durchaus sein, daß dieses bei Tilapia doch vorhanden ist.
Hirt erwähnt leider in seinem Handbuchartikel die Arbeit von Herrick nicht. Er übernimmt die Bezeichnungsweise von Chevrel. Um weiterer Verwirrung keinen Vorschub zu leisten, schließe ich mich ebenfalls an Chevrel an.

Die bei Herrick erwähnten Sympathicusganglien 2 und 3, die dem Trigeminus und dem Facialis zuzuordnen sind, entsprechen den Chevrel'schen Sympathicusganglien 1 und 2. Sie liegen bei Tilapia dicht nebeneinander (Abb. 18).

Das bei Menidia oberhalb des Glossopharyngeus-Ganglion liegende 3. Sympathicusganglion (Herrick: sy 4) liegt jenem nicht unmittelbar auf, sondern tritt zum IX. Nerven in die auf der Abb. 13 dargestellte komplizierte Beziehung. Wie bei Labrax (Chevrel) sind auch bei Tilapia offenbar Ganglienzellen mit dem Grenzstrang weitergewandert, allerdings im Gegensatz zu Labrax in rostraler Richtung. So möchte ich jedenfalls die Verdickung kurz vor dem Knocheneintritt über dem Ggl. IX deuten.

Das 4. Sympathicusganglion (Herrick: sy 5) liegt mediad zum Vagusganglienkomplex. Seine vielfältigen Beziehungen zu den einzelnen Vagusästen möge man den Abbildungen 12 und 13 entnehmen.

Der weitere Verlauf der Sympathicuskette wird in der Abb. 16 angedeutet.

Der N. stato-acusticus

Der VIII. Kopfnerv entspricht bei Tilapia den bei Teleostiern üblichen Verhältnissen: Als Unterschied zum Lehrbuchschema fällt nur eine kleine Anastomose zwischen dem rostralen und dem caudalen Ast auf (Abb. 11).

Diskussion der Ergebnisse

a) Methoden

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit weiterentwickelte Methode der Herstellung von Totalpräparaten mit spezifischer Nerven- und Knochenfärbung hat gegenüber herkömmlichen Techniken auch Nachteile: Mit Hilfe von Schnittserien und Silberimprägnationen kann man zusätzlich etwas über die verschiedenen Komponenten eines Nerven erfahren, d.h. man kann motorische, somato-sensible, viscero-sensible Fasern usw. voneinander unterscheiden. Dieses ist mit der vorliegenden Methode nicht möglich. Neuerdings bestehen allerdings Zweifel an der Verläßlichkeit solcher Identifikationen, da das Silber nicht immer in gleicher Stärke auf gleichen Strukturen abgelagert wird (Kuhn, 1965). Der große Nachteil des Auswertens von Schnittserien liegt aber darin, daß für jedes einzelne Präparat so viel Zeit benötigt wird, daß bei größeren Tieren vergleichende Arbeiten kaum in einigen Jahren zu schaffen sind, wenn sie ins Detail gehen sollen, es sei denn, man würde sich leichtfertig über die Gefahr hinwegsetzen, individuelle Varianten als Artcharakteristica zu beschreiben. Daher ist für derartige Untersuchungen die Totalfärbung vorzuziehen.

Bei dieser kann man allerdings das sympathische System nicht oder nur zu einem ganz geringen Teil beobachten. Das Gehirn selbst wird nicht mit angefärbt. Hierfür ist die manuelle Präparation nach Mazeration mit Salpetersäure zu empfeh-

len. Letztere Methode ist sehr zeitraubend, und man kann mit ihr, auch wenn man im Präparieren sehr viel Übung hat, sehr feine Nervenendigungen nicht erfassen

Da man im Gegensatz zu diesen manuellen Präparaten mit der in dieser Arbeit beschriebenen Technik gleichzeitig ganze Serien von Präparaten anfertigen kann, (Herstellungsdauer zwei Monate), arbeitet man mit ihr am effektivsten und am rationellsten.

b) Anatomische Befunde

Innerhalb der untersuchten Tilapia-Arten sind keine gravierenden Unterschiede im peripheren Nervensystem gefunden worden. Kleine Unterschiede, wie etwa eine kleine Verzweigung des R. opercularis VII an der ventralen Spitze des Operculum bei T. tholloni, sind so unbedeutend, daß es sich nicht lohnt, sie näher zu beschreiben. Es wäre auch unsinnig, hierauf irgendwelche physiologischen Versuche aufbauen zu wollen, da kein Grund besteht, zu vermuten, daß derartige kleine Abwandlungen physiologisch bedeutend sind. Die Anzahl der Kanalneuromasten der Rumpfseitenlinien ist bei T. nilotica etwas größer als bei T. zillii. Die bei T. nilotica häufige Reduktion des Lacrimalkanals kann hin und wieder auch bei T. zillii auftreten. Hierbei könnten Artunterschiede höchstens statistisch festgestellt werden. Dieses mit dem vorliegenden Material zu tun wäre aber unsinnig, auch schon deshalb, weil man die Möglichkeit von Domestikationsfolgen nicht ausschließen kann.

Eine merkwürdige Erscheinung ist die Innervation mancher Neuromasten auf zwei Wegen. Die Frage, welche physiologische Bedeutung ihr zukommt, ist offen. In denselben Problemkreis gehört auch die Frage nach der Funktion der drei Anastomosen zwischen den beiden Ästen des Rumpfseitenliniennerven. In einem ganz anderen Bereich, nämlich bei dem Geschmackssinn von Gasterosteus (Segaar und Nieuwenhuys, 1963) weiß man, daß der Stichling die Information über eine bestimmte Geschmacksqualität nur bei Intaktheit zweier differenter Leitungsbahnen erhält.

Der Vergleich mit anderen, in der Literatur beschriebenen Fischgruppen zeigt, daß die Kopfnerven der Tilapien im Wesentlichen den dort bekannten Verhältnissen entsprechen. Eine anatomische Besonderheit scheint es zu sein, daß bei den Tilapien in der Vagusgruppe motorische Elemente nicht durch die Ganglien hindurchziehen, sondern daran vorbeigeführt werden. Dabei sind motorische Anteile des 2., 3. und 4. Vagusastes für ein kurzes Stück zu einem gemeinsamen Strang vereinigt. Im übrigen sitzen die Vagusganglien nicht so dicht beieinander, wie es sonst bei Teleostiern verschiedentlich beschrieben worden ist.

Bezüglich des Lateralis-Systems läßt der Vergleich mit Gadus (Cole 1898) und mit Menidia (Herrick 1898) eine Aussage darüber zu, ob Menidia wirklich so ursprüngliche Verhältnisse zeigt, wie Herrick es seinerzeit bei der Wahl seines Objektes gehofft hatte. Wenn man sich die Abbildungen jener Arbeiten ansieht, so neigt man eher zu der Vermutung, Gadus repräsentiere einen recht ursprünglichen Typ, und daß Tilapia und Menidia vergleichsweise höher evoluiert seien. Zu diesem Gedanken ver-

leiten einen die schematisch einfacheren Verhältnisse bei Gadus. Ihnen trägt die Nomenklatur von Cole ganz von selbst Rechnung. So kann er z.B. den R. oticus VII als otischen Ast des äußeren Buccalnerven bezeichnen, einfach weil die Lagebeziehung dieses bei Gadus noch zuläßt. Die Form der Kanäle ist bei seinem Objekt sehr viel weniger differenziert als bei Tilapia. Dies fällt besonders auf beim Lacrimale und beim Praeoperculum. Die häutigen Verbindungen der Öffnungen der Knochenkanäle sind bei Gadus unverzweigt, während bei Tilapia ältere Exemplare hier recht komplizierte Strukturen aufweisen. Ein R. opercularis VII scheint bei Gadus völlig zu fehlen. Bei Menidia ist letzterer gut ausgebildet. Menidia weist außer dem Verlust eines der beiden Rumpfseitenliniennerven und beider Rumpfseitenlinienkanäle eine Reduktion der Infraorbitalkanalstücke mit Ausnahme des Lacrimalkanals auf. Das Umgekehrte bahnt sich bei Tilapia, insbesondere bei T. nilotica an, wo der Infraorbitalkanal bis auf den Lacrimalkanal immer vollständig ausgebildet ist, während letzterer bei vielen Individuen,wie die hinteren Kanalabschnitte bei Menidia, durch freie Neuromasten ersetzt worden ist.

Zusammenfassung

1.) Sihler's Methode der Nervenfärbung in Totalpräparaten (Gad 1895), modifiziert von Williams (1943) wurde vervollkommnet und mit einer Knochenfärbung kombiniert. Durch eine schonendere Behandlung beim Übergang vom alkalischen ins saure Medium (Abkühlung bis in Gefrierpunktnähe, Herauslösen von Carbonaten, Verhinderung von Luftzutritt) wurde ein höherer Grad der Mazeration und damit eine noch selektivere Färbung ermöglicht. Färbt man das Präparat mit Alizarinsulfonsäure-Natriumsalz n a c h der Nervenfärbung, so erscheinen die Knochen rostrot im Kontrast zu den karminrot bis violetten Nerven; färbt man zuerst die Knochen, so sind Nerven und Knochen im Farbton fast nicht voneinander zu unterscheiden.

2.) Die anatomischen Untersuchungen an den Kopfnerven von Tilapia wurden in der Absicht durchgeführt, die neurologischen Grundlagen für verhaltensphysiologische Untersuchungen zu schaffen. Deswegen wird eine ausführliche Topographie , vor allem sensorischer Bereiche, vorgelegt.

3.) Die prootische Lateralisgruppe begleitet den Truncus supraorbitalis, ein Stück weit den Ramus lateralis accessorius inferior (als R. oticus), den Truncus maxillo-mandibularis und den Ramus maxillaris (von denen die Lateraliselemente als Rami buccales abzweigen), den Truncus hyomandibularis (von dem aus der Ramus opercularis VII, der hauptsächlich Lateralisfasern enthält, zum Operculum zieht) und den Ramus

mandibularis VII. Der metaotische Ramus lateralis vagi besteht aus dem mehrfach verzweigten Ramus supratemporalis (R. oticus X), einem Ast zur "occipitalen Querreihe" (Peters) der freien Neuromasten und den beiden untereinander durch drei Anastomosen verbundenen Rumpfseitenliniennerven: R. lat. lat. inf. und R. lat. lat. superior.

4.) Die Knochenkanäle des Lateralis-Systems werden beschrieben und das Lateralis-System nach der Innervation neu eingeteilt (siehe Tab. 1).

5.) Der viscero-sensible Nervus lateralis accessorius besteht aus zwei völlig getrennten Ästen, die beide dem Trigeminus--Facialis-Ganglienkomplex entspringen. Beide Äste haben Anastomosen mit allen Spinalnerven. Der R. lat. acc. superior wandert im Innern des Schädels dorso-caudad, tritt in der Crista des Parietale nach außen, wandert dicht an der Rückenflosse vorbei, entsendet Ausläufer zwischen die Flossenstrahlen und mündet schließlich in einen großen R. communicans, der in die Schwanzflosse einwandert. Der R. lat. acc. inferior biegt hinter dem Supracleithrum ventrad um, zieht dann auf der Ventralseite zum Schwanz, wobei er in die Brust-, Bauch- und Analflosse jeweils Äste entsendet.

6.) Der allgemeine Verlauf der Augenmuskelnerven, des V., VII., VIII., IX. und X. Nerven stimmt so weitgehend mit den von anderen Teleostiern bekannten Verhältnissen überein, daß sich seine Darstellung in der Zusammenfassung erübrigt.

7.) Eine anatomische Besonderheit stellt offenbar die separate Vorbeiführung von motorischen Anteilen an den Vagusganglien dar, die bei anderen untersuchten Teleostiern ihren Weg durch die Ganglien hindurch nehmen.

8.) Den Nerven V, VII, IX und X ist je ein Grenzstrangganglion beigeordnet. Mediad der Trigeminuswurzel sitzt ein weiteres, sehr kleines sympathisches Ganglion, das Fasern in die Nn. ciliaris longus und ciliaris brevis entsendet. Auch das Oculomotoriusganglion ist mindestens teilweise sympathischer Natur.

9.) Spezifische Unterschiede im peripheren Nervensystem wurden zwischen Tilapia-Arten unterschiedlicher ethologischer Typen nicht beobachtet (abgesehen von der unterschiedlichen Anzahl der Neuromasten der Rumpfseitenlinienkanäle), wohl aber sind eine Reihe von individuellen Variationsmöglichkeiten zu beachten.

Literaturverzeichnis

Allis, E.P., The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. - J. Morph. 2, 1889

Allis, E.P., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. - J. Morph. 12, 1897

Arnold, M., K. Kriesten H.M. Peters Die Haftorgane von Tilapia-Larven (cichlidae, Teleostei). Histochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen. - Ztsch. f. Zellforsch. 91, 248 - 26o, 1968

Bauer, J., Vergleichende Untersuchungen zum Kontaktverhalten verschiedener Arten der Gattung Tilapia. - Z. Tierpsych. 25, 22 - 7o, 1968

Botar, J., Die Verschiebungen der Nervenimprägnation und die peripheren Endigungen des autonomen Nervensystems. Arch. Anat. Histol. Embryol. 45, (1/4) 137 - 174, 1962

Branson, B.A., The lateral line system in the Rio Grande perch, Cichlasoma cyanoguttatum (Baird and Girard); Amer. midl. nat. 65, 446 - 458, 1961

Brestowsky, M., Vergleichende Untersuchungen zur Elternbindung von Tilapia-Jungfischen. - Z. Tierpsych. 25, 761 - 828, 1968

Chandy, M., The nervous system of the Indian sting-ray Dasyatis rafinesque (Trygon Cuvier); J. Zool. Soc. India 7, 1 - 12, 1955

Chevrel, R., Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathiq des Elasmobranches et des poissons osseux; Arch. de Zool. Expér. et Gén., ser.II, t.V, pp 1-196, 1887-9o, auch als Buch erschienen: Poitiers 1889 u. Paris 1891

Chevrel, R., Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'Esturgeon (Acipenser sturio) A. Zool. exp. ser. III, 2, 1894

Cole, F.J., On the cranial nerves of Chimaera monstrosa. - Tr. R. Soc. of Edinb. III, 31, 1896

Cole, F.J., Observations on the structure and morphology of the cranial nerves and lateral sense organs of fishes; with special reference to the genus Gadus. - Transact. of the Linn. Soc., London, series 2, vol. 7, Zoology, 1898

Cole, F.J. Reflections on the cranial nerves and sense organs of fishes. - Trans. Liverpool Biol. Soc. 12, 1898

Cole and Jonstone, Pleuronectes. - Liv. Mar. Biol. Comm. Mem. Nr. 8, London 1901

Dambach, M., Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von Tilapia-Jungfischen. - Z. Tierpsych. 20, 267 - 296, 1963

Escher, K., Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Übergang zum Landleben. - Acta zool. 6, 1925

Ewart, J.C., On the cranial nerves of elasmobranch fishes Premilinary communication.- Proc.R.Soc.London, 45, 1889

Ewart, J.C., The cranial nerves of Torpedo. Prel. Note. - Proc. R. Soc. London, 47, 1890

Fishelson, L., Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei). - Zool. Jb. Anat. 83, 571 - 656, 1966

Franz, V., Das intracraniale und extracraniale Verhalten des N. trochlearis bei den Knochenfischen. - Anat. Anz. 38, 592 ff., 1911

Freihofer, W.C., The Sihler technique of staining nerves for systematic study especially of fishes. - Copeia 1966, No. 3

Gad, J., Über eine leichte und sichere Methode die Nervenendigung an Muskelfasern und Gefäßen nachzuweisen und überreicht ein Manuscript des Letzteren über diesen Gegenstand. - Arch. Anat. Physiol., Phys. Abtheil., 2o2 - 2o8, 1895

Goedel, W., Vergleichende Gegenüberstellung der Arten Tilapia tholloni und Tilapia nilotica im Hinblick auf die anatomischen Unterschiede des Kopfes bei den Substrat- und Maulbrütern.-(In Vorbereitung)

Goronowitsch, N., Gehirn und Cranialnerven v. Acipenser ruthenus. - Morph. Jb. 13, 1888

Gurr, E., Encyclopaedia of microscopic stains; Leon. Hill, Ltd., London 196o

Haller von Hallerstein, V.Graf v. Kranialnerven,-in Bolk/Göppert, Handb. der vergl. Anat. der Wirbeltiere, Berlin u. Wien 1934

Harder, W., Anatomie der Fische. - Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, 1965

Harder, W., Die Beziehungen zwischen Elektrorezeptoren, Elektrischem Organ, Seitenlinienorganen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces). - Ztschr. f. Vergl. Physiologie, 59, 272 - 318, 1968

Heinrich, W., Untersuchungen zum Sexualverhalten der Gattung Tilapia und bei Artbastarden. - Z. Tierpsych. 24, 684 - 754, 1967

Herrick, C.J., The cranial and first spinal nerves of Menidia, a contribution upon the nerve components of fishes. - J. Comp. Neur. 9, 1899

Herrick, C.J., The cranial nerve components of teleosts. - Anat. Anz. 13, No. 16, 1897

Hirt, A., Die vergleichende Anatomie des sympathischen Nervensystems. - in Bolk/Göppert, Handbuch der vergl. Anat. der Wirbeltiere, Berlin und Wien 1934

Hollister, G., Cleraring and dyeing fish for bone study. - Zoologica, 12, 89 - 1o1, 1934

Juge, M., Recherches sur les nerves cérébraux et la musculature céphalique du Silurus glanis L. . - Rev, suisse de Zool., 6, 1899

v. Kraft, A. und H.M. Peters Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia. - Ztschr. f. Zellforsch. 61, 434 - 485, 1963

Kuhn, H.J., Über die Nervenversorgung der Haftscheibe von Echeneis. - Z. mikr.-anat. Forsch. 65, 23o-249

Lubosch, W., Über Plexusbildung zwischen systemfremden Nerven (Glossopharyngeus - Hypoglossus bei Sauropsiden).- Morph. Jb. 7o, 1932

Maheshwari, S.C., The cranial nerves of Mastacembulus armatus (Lacépède). - Jap. Journ. of Ichthyol. XII, 3/6, 1965

Marathe, V.B., The nervous system of Pseudorhombus arsius (H.B.). - J. Univ. Bombay N.S. 23 B, 1955, 60-73

Mithrophanow, P., Etude embryologénique sur les Selachiens. - Arch. de Zool. exp. et gén., 3e Sér. T. 1, 1893, No. 2

Norris, H.W., and S.P. Hugnes, The cranial, occipital and anterior spinal nerves of the dogfish, Squalus acanthias. - J. comp. neur. 31, 1920

Norris, H.W., Observations upon the peripheral distribution of the cranial nerves of certain ganoid fishes (Amia, Lepidosteus, Polyodon, Scaphirhynchus and Acipenser). - J. Comp. Neur. 39, 1925

Pankratz, D.S., The cranial-nerve components in the toadfish (Opsanus tau). - J. Comp. Neur. 50, 1930

Peters, H.M., Über die Beziehungen zwischen Eizahl und Eigewicht bei Fischen. - Z. f. Naturforschung, 14b, 1959

Peters, H.M., Zur morphologischen Kennzeichnung der ethologische Gruppen der Gattung Tilapia.- Zool. Anz. 166, 1961

Peters, H.M., Untersuchungen zum Problem des angeborenen Verhaltens. - Die Naturwissenschaften, 50, 677 - 686, 1963

Peters, H.M., Eizahl, Eigewicht und Gelegeentwicklung in der Gattung Tilapia. - Int. Revue ges. Hydrobiol., 48, 547 - 576, 1963

Peters, H.M., Über larvale Haftorgane bei Tilapia und ihre Rückbildung in der Evolution. - Zool. Jb. Physiol. 71, 287 - 300, 1965

Peters, H.M., Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Seitenliniensystems in der Gattung Tilapia. - (in Vorbereitung)

Piechocki, R., Makroskopische Präparationstechnik, - Leipzig 1961

Romeis, B., Mikroskopische Technik, München 1948

Rutkiewicz, E., Contribution à l'étude des nerfs craniens de Ameiurus nebulosus. Grenoble 1921

Saxena, P.K., Some salient features in the cranial nerves of certain teleostian fishes. - Jap. J. Ichthyol. 14 (1/3), 99 - 1oo, 1966

Saxena, P.K. The cranial nerves of the mud-eel Amphipnous cuchia (Ham.). - Acta anat. 68 (2), 3o6-32o, 1967

Segaar, J. und E. Nieuwenhuys, New etho-physiological experiments with male Gasterosteus aculeatus, with anatomical comment. - Animal Behaviour, 11, 1963

Sewertzoff, A.N., Die Kiemenbogennerven der Fische (Acipenser ruthenus). - Anat. Anz. 38, 1911

Sinha, B.M., The cranial nerves of Wallago attu (Bl. and Schm.). - Proc. Nat. Acad. Sci. India. Sect. B 34 (2), 42 - 48, 1964

Spalteholz, W., Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. - Leipzig 1911

Stannius, H., Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. - Rostock 1849

Suckling, J.A., Trunk lateral line nerves: Some anatomical aspects (Spondylisoma cantharus, Katsuwonus pelamis, Fundulus heteroclitus, Tantogolabrus adspersus). - in Lateral line detectors. Proceedings of a symposium. 16.-22.4.1966, Indiana University Press: Bloomington, Indiana and London, 45 - 52. 1967

Whitear, M., The innervation of the skin of teleost fishes. - Quart. J. of Mikr. Sci. 93, 289 - 3o5, 1952

Williams, T.W., Alizarin red S and toluidine blue for differentiating adult or embryonic bone and cartilage. - Stain technol. 16, Nr. 1, 23-25, 1941

Williams, T.W., A technique for the gross differential staining of peripheral nerves in cleared vertebrate tissue. - Anat. Rec. 86, 189 - 195, 1943

Wilson, H.V., The embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). - Bull. U. S. Fish. Comm., Vol. IX, Washington 1891

Wilson, H.V., und J.E. Mattocks, The lateral sensory Anlage in the Salmon. - Anat. Anz. Bd. XIII, 658 - 66o, 1897

Abbildungen

Abb. 1 : Tilapia melanotheron macrocephala, manuell präpariert nach Mazeration mit Salpetersäure. Links im Bild die häutige Auskleidung des Lacrimalkanals, Innervation der Kanalneuromasten (N.) durch Rr. buccales (bucc). Obere Bildmitte: Aufzweigung des Truncus maxillo-mandibularis in die Rr. mandibularis V (R. md. V) und maxillaris. Letzterer teilt sich alsbald in den R. mx. inferior und den R. mx. superior. Rechts im Bild: N. facialis: Ramus hyoideus (R. hyo) und Ramus mandibularis VII (R. md. VII).
doppelte Innervation eines Neuromasten

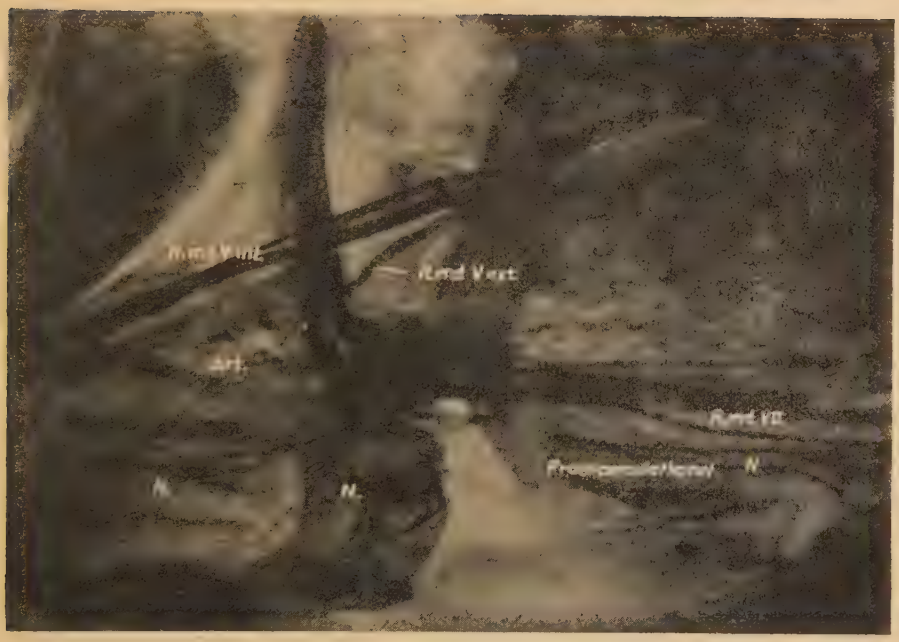

Abb. 2 a : T.nilotica. Kiefergelenk. Kombinierte Nerven- und Knochenfärbung im Totalpräparat. Art. = Articulare; N = Kanalneuromast; R. md. V ext. = Ramus mandibularis V externus; R. md. V int. = Ramus mandibularis V internus

Abb. 2 b : T.nil., Färbung wie bei Abb. 2 a, Beobachtung durch einen Grünfilter. Innervation des Unterkiefers. N = Neuromast in einem Knochenkanal; N. circumflexus = Nervus circumflexus; R. md. V ext. = Ramus mandibularis V externus; R. md. V int. = Ramus mandibularis V internus; R. mx. inf. = Ramus maxillaris inferior

Abb. 2 c : T.nil., transparentes Totalpräparat eines sagittal halbierten Tieres. Kombinierte Nerven- und Knochenfärbung.

Abb. 2 d : Brustflossenansatz. Innervation der Brustflosse. Foramen in der Scapula.

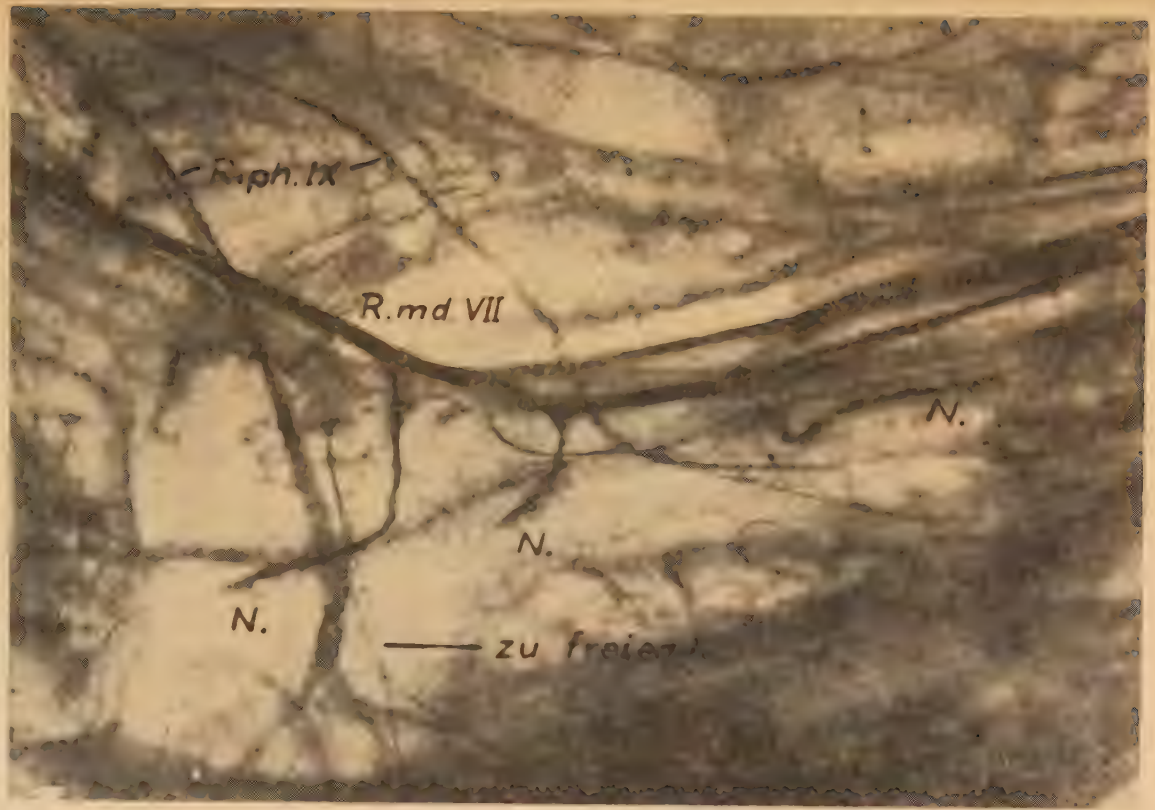

Abb. 2e : T.nilotica. Innervation der drei vordersten Neuromasten in der Pars praeoperculi. Die Ganglien der in Operculum und Präoperculum eingehenden Äste sind gut zu erkennen, ebenso die Auffaserung der Nervenenden an den Neuromasten. Letztere sind nicht mit angefärbt.
N. = Kanalneuromast; R.md.VII = Ramus mandibularis VII; R.ph.IX = Ramus pharyngeus IX

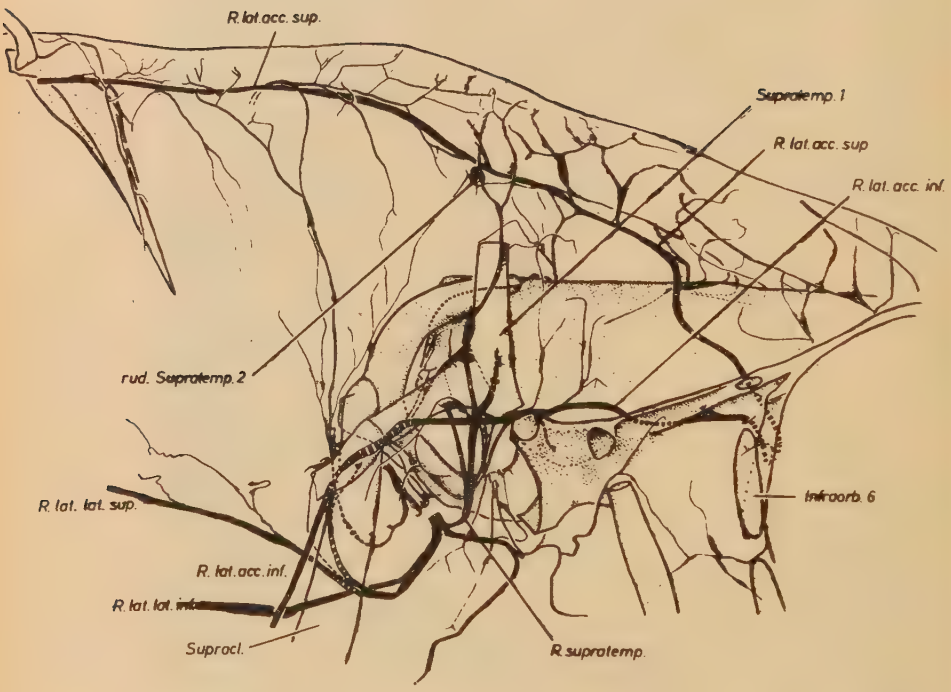

Abb. 3 : T.nilotica. Region zwischen Rückenflosse und Orbita. N. lateralis accessorius, N. lateralis X. Innervation der Pars supracleithri, der Partes supratemporales 1 und 2, der Pars pterotici und der Pars sphenotici, sowie der occipitalen und der parietalen Querreihe der freien Neuromasten. Infraorb. 6 = Infraorbitale 6; R. lat. acc. inf. = Ramus lateralis accessorius inferior; R. lat. acc. sup. = Ramus lateralis accessorius superior; R. lat. lat. sup. = Ramus lateralis lateralis superior; rud. Supratemp. 2 = nicht vollständig ausgebildetes Supratemporale 2.

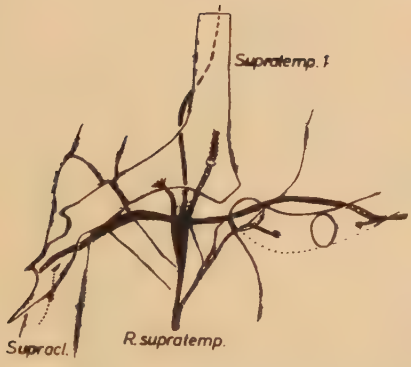

Abb. 4 : T. nilotica. Individuelle Variante, bei der der Ast des R. supratemporalis, der den Neuromasten in der Pars Pterotici versorgt, den (horizontal verlaufenden) Ramus lateralis accessorius inferior nicht wie bei den meisten anderen Exemplaren ein kurzes Stück begleitet. Die Kanalab - schnitte von links nach rechts (= von caudal nach rostral) : Pars supracleithri, Pars supratemporalis (ohne Neuromast), Pars supratemporalis 1, Pars pterotici, Pars sphenotici. Letztere wird durch den Ramus oticus VII innerviert. (Maßstab wie Abb.3)

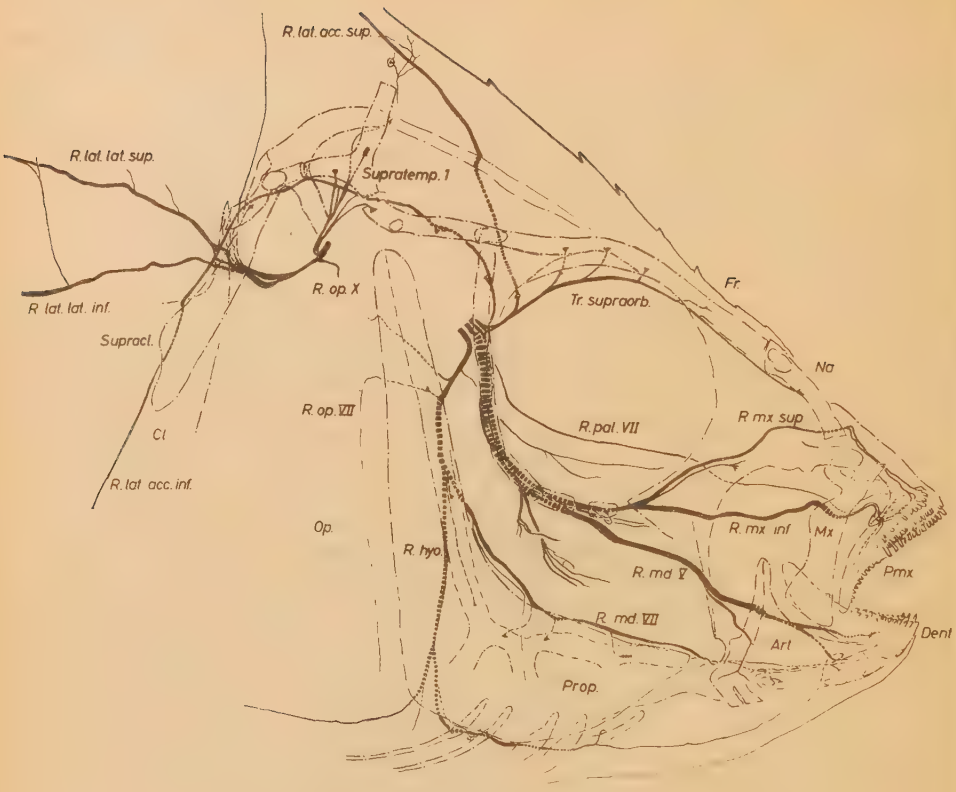

Abb. 5 a : T. nilotica. Übersicht über die Aufzweigungen der Nn. trigeminus und facialis und Innervation der Kopfseitenlinien. Bei diesem Exemplar ist weder im Lacrimale, noch im Articulare ein Kanalstück ausgebildet. Beide Varianten sind bei nilotica häufig. N.lateralis accessorius superior und inferior. Letzterer führt den R. oticus VII mit (3 Kanalneuromasten). N.lateralis X mit R. supratemporalis und den beiden Rumpfseitenlinienästen. Individuelle Variante: Der R. lat. lat. sup. umschließt die Spitze des Cleithrum, indem etwa die Hälfte seiner Fasern wie sonst nur der R. lat. lat. inf. median an dieser vorbeizieht. ——·——·——Knochenkonturen.

Art. = Articulare; Cl. = Cleithrum; Dent. = Dentale; Fr. = Frontale; Mx. = Maxillare; Na. = Nasale; Op. = Operculum; Pmx. = Praemaxillare; Prop. = Praeoperculum; R.hyo. = Ramus hyoideus; R.lat.acc.inf. = Ramus lateralis accessorius inferior; R.lat.acc.sup. = Ramus lateralis accessorius superior; R.mx.sup. = Ramus maxillaris superior; R.md.V = Ramus mandibularis V; R.md.VII = Ramus mandibularis VII; R.op.VII = Ramus opercularis VII; R.op.X = Ramus opercularis X; Supratemp.1 = Supratemporale 1; Tr.supraorb. = Truncus supraorbitalis.

Abb. 5 b : Die Knochenkanäle des Seitenliniensystems von Tilapia im Bereich des Kopfes und des Schultergürtels. Die weiß ausgesparten Punkte in den Kanälen geben die Lage der Neuromasten an.

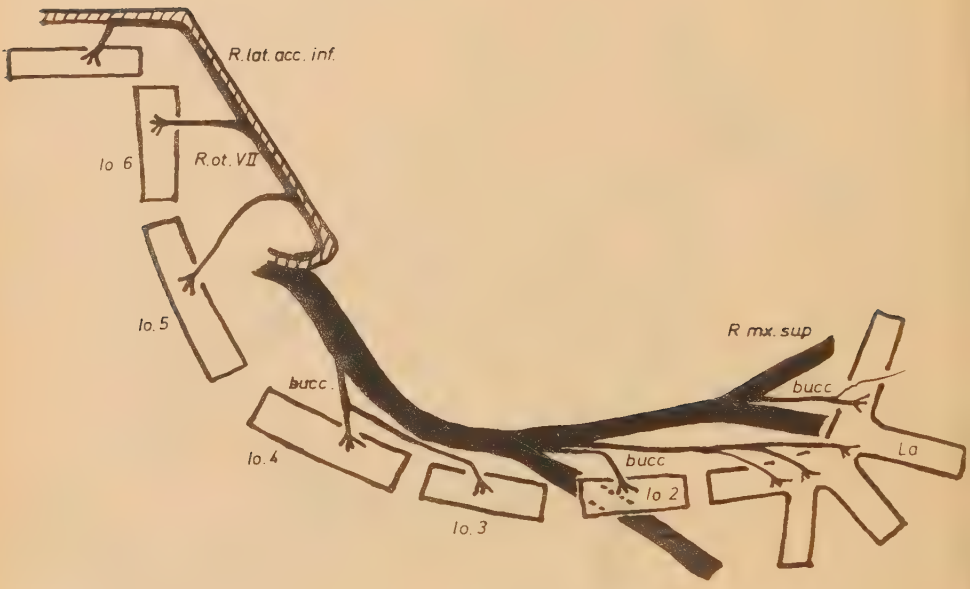

Abb. 6 a : Schematische Darstellung der Innervation der Neuromasten der Infraorbitalreihe von Tilapia. Der R. oticus VII begleitet den R. lateralis accessorius inferior (schräg schraffiert dargestellt) und innerviert den Neuromasten der Pars sphenotici und die beiden Neur. des Infraorbitale 5 und 6. Die übrigen Neurom. werden von Rr. buccales versorgt, die sich dem Truncus maxillo-mandibularis anschließen. La.= Pars lacrimalis.

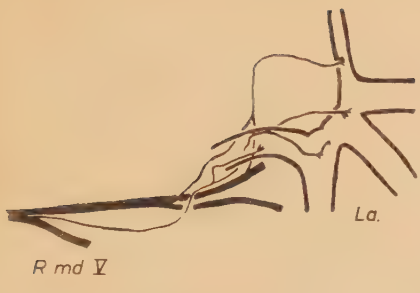

Abb. 6 b : Lacrimalkanal.
Alle 4 Neuromasten versenkt. Vorderster Neur. zeigt "doppelte Innervation". Gez. nach einem Präp. von T. tholloni.

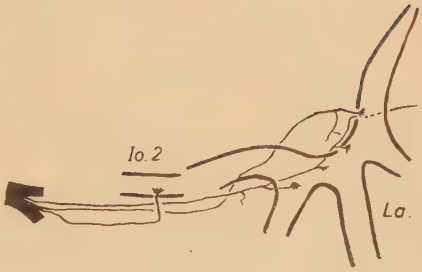

Abb. 6 c : Lacrimalkanal.
Kanal u. Neur. vollständig, jedoch ohne "doppelte Innervation". Der Ast für freie Neur. im Lacrimalgeb. geht hier entgegen dem häufigeren Fall nicht vom oberen, sondern vom unteren buccalis des Lacrimalkanals ab. Gez. nach einem Präp. von T. mariae.

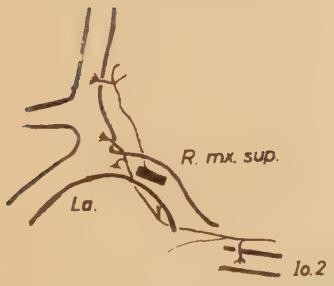

Abb. 6 d : Lacrimalkanal
um einen Bogen reduziert. Hinterster Neuromast nicht versenkt, dieser als freier Neur. neben dem Kanal. Linke Körperseite des Präp. v. Abb. 6c. Der obere R.bucc. entspringt hier wie meistens dem R. max. sup.

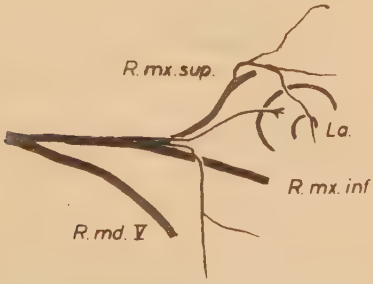

Abb. 6 e : Lacrimalkanal
bis auf einen Bogen reduziert. Innervation der freien Neurom. sehr variabel. Nach einem Ex. v. zillii, dessen andere Körperseite einen vollst. entw. Lacr.kanal aufweist.

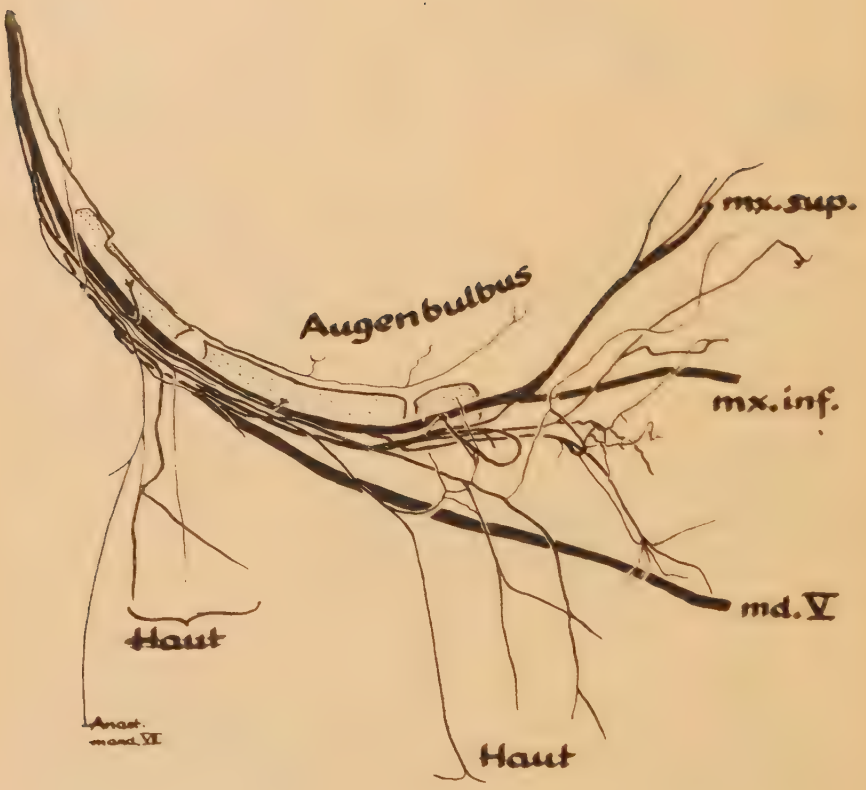

Abb. 7 : T.nilotica. Aufzweigungen des Truncus maxillo-mandibularis. Einige dünne Fasern, die zum Augenbulbus ziehen, haben sich ihm angeschlossen. Bei diesem Exemplar ist kein Lacrimalkanal vorhanden (häufige Variante von T.nilotica). mx. sup. = Ramus maxillaris superior; mx. inf. = Ramus maxillaris inferior; md. V = Ramus mandibularis trigemini.

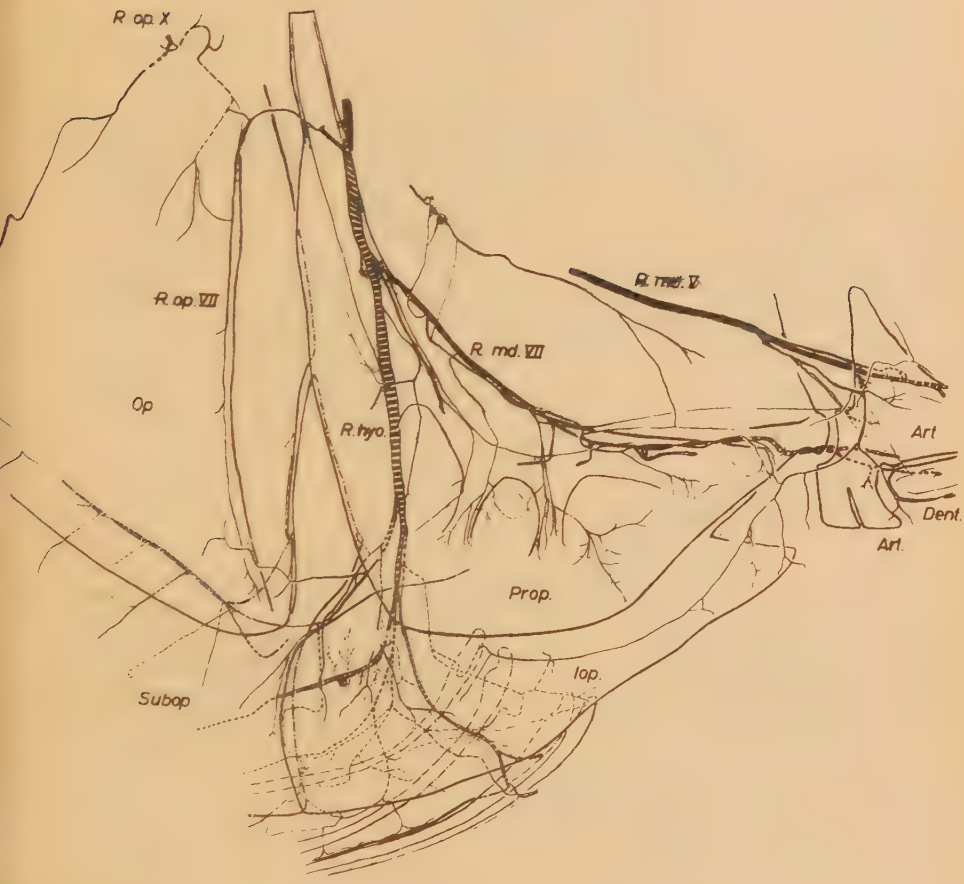

Abb. 6 : T. nilotica. Aufzweigungen des Truncus hyomandibularis. R.opercularis VII und R.op.X. Dünne Anastomose zwischen beiden. Man beachte die Innervation der freien Neuromasten auf dem Praeoperculum durch gesonderte, fein verzweigte Ramuli. Unter den f. N. befinden sich oft kleine Einsenkungen im Knochen. Im Articulare fehlt der Kanal. Anstelle des zugehörigen Neuromasten befinden sich mehrere freie Neuromasten in der Haut.
Abkürzungen wie in Abb. 5 a. Iop. = Interoperculum

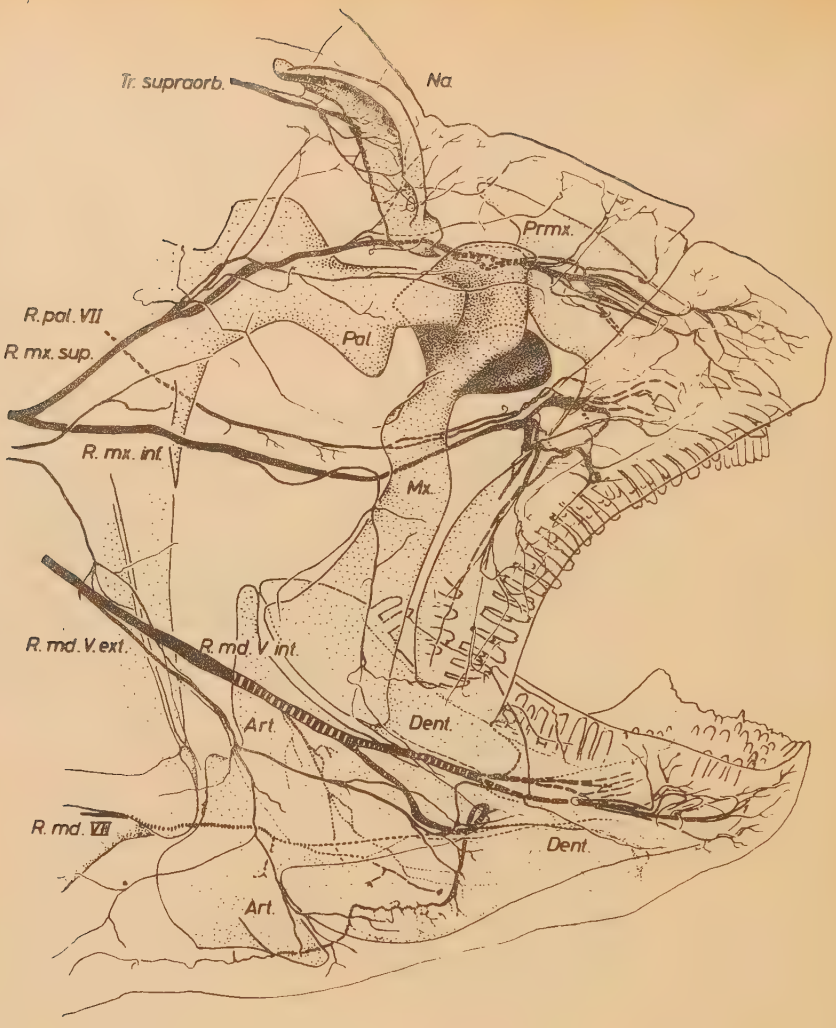

Abb. 9 : T. nilotica. Schnauze und Umgebung. Oben im Bild: Der vorderste Neuromast des Supraorbitalkanals liegt im Nasale. Dieser Knochen hat sich während der Mazeration seitlich etwas angehoben (Artefakt). Dadurch sieht man den Eintritt des zum Truncus gehörenden Lateralisästchens in den Nasalkanal. Darunter Palatinum, Maxillare, Praemaxillare. R.max.sup. und inf.. Dazwischen der dünne R.pal.VII. R.mand.V ext. und int. N.circumflexus (Gaupp). Auf der Innenseite des Kiefergelenkes R.mand.VII. Articulare, Dentale. Abkürzungen wie in Abb. 5a. Nerven hinter dem Knochen: gestrichelt.

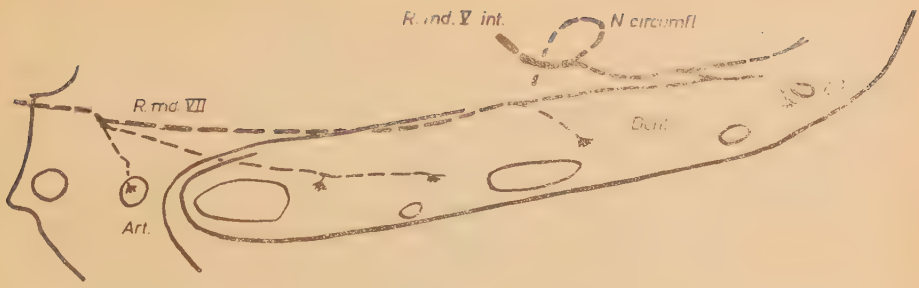

Abb. 1o a : T.nilotica. Halbschematische Darstellung der Innervation des Articular- und Dentalkanals. Wohl vollständigster Fall. Daß der Neuromast des Articulare in der vorderen Kanalöffnung liegt, ist eine individuelle Variante. Anastomose mit dem R. mand. V.

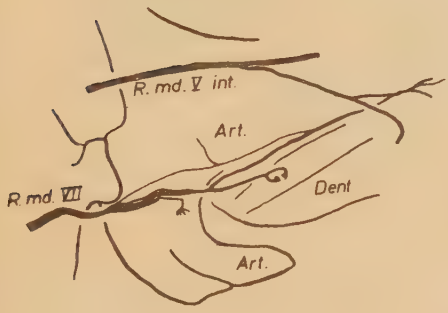

Abb. 1o b : T.nilotica. Ansicht von der Medianseite des Articulare und Dentale. Indiv. Besonderheiten: Die beiden am weitesten caudal gelegenen Neuromasten des Dentalkanals sind nahezu vereinigt. Bei manchen Exemplaren sind sie es vollständig. Einige Fasern des R.mand.VII verlaufen separat (siehe Text).

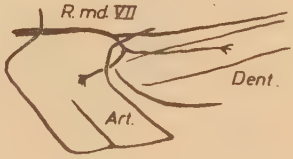

Abb. 1o c : T.zillii. Individuelle Variante: Der Neuromast des Articulare u. der am weitesten caudal gelegene des Dentale werden von einem gemeinsamen Ästchen innerviert.

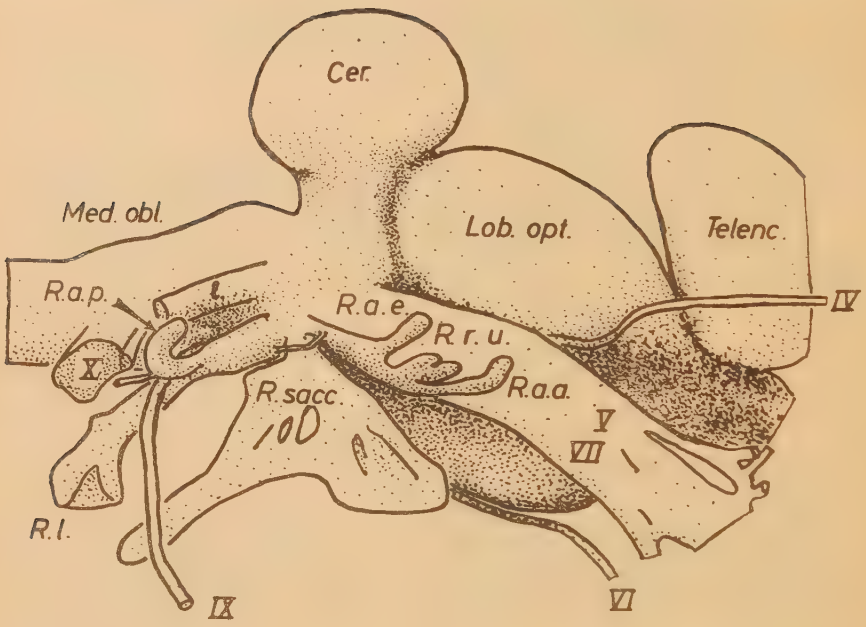

Abb. 11 : T.nilotica. Lage des VIII. Kopfnerven zum Gehirn und den Wurzeln des N. lateralis X (l), des N. vagus (X), des N. glossopharyngeus (IX), des N. abducens (VI) und der gemeinsamen Wurzel des N. trigeminus und des N. facialis (V, VII). Die einzelnen Verzweigungen des VIII. Nerven seien in caudaler Richtung aufgeführt (von rechts nach links im Bild): R.a.a. = Ramulus acusticus ampullae anterioris; R.r.u. = Ramulus acusticus recessus utriculi; R.a.e. = Ramulus acusticus ampullae externae; R.sacc. = Ramulus acusticus sacculi (alle zur rostralen Wurzel gehörig) und die Äste, die von der hinteren Wurzel abgehen: R.a.p. = Ramulus acusticus ampullae posterioris, Ramulus acusticus neglectus und R.l. = Ramulus acusticus lagenae. Dünne Anastomose zwischen den beiden stato-acusticus-Wurzeln.

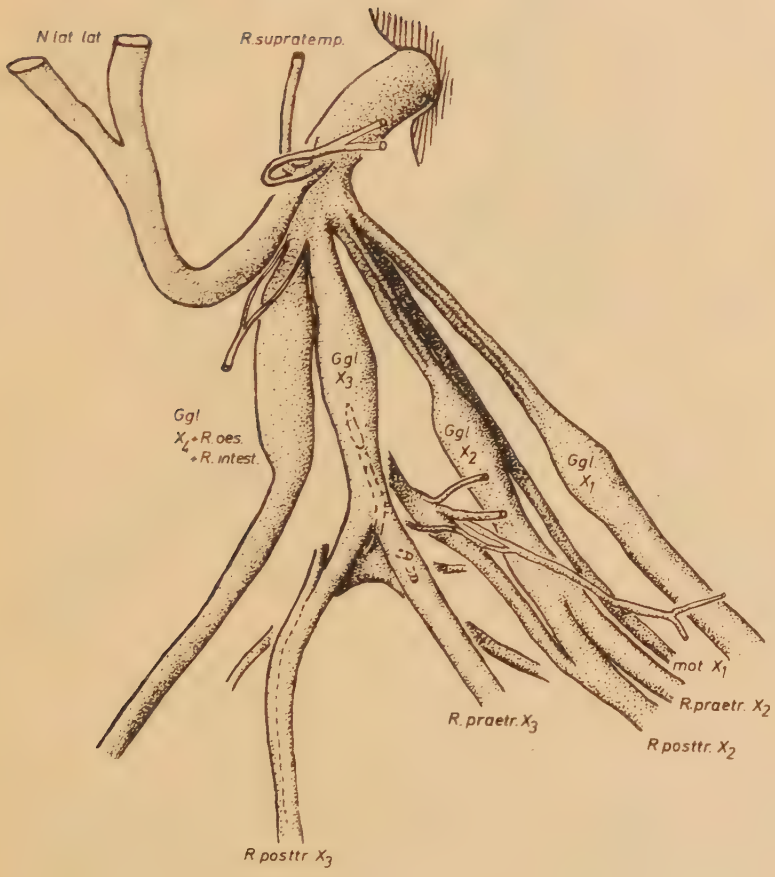

Abb. 12 : T.nilotica. Austritt des N. lateralis X und des N. vagus aus dem Schädel. Aufzweigung des Lat. X in R. supratemporalis und in die beiden Rumpfseitenlinienäste. Die vier Ganglien des N. vagus. Beschreibung im Text.

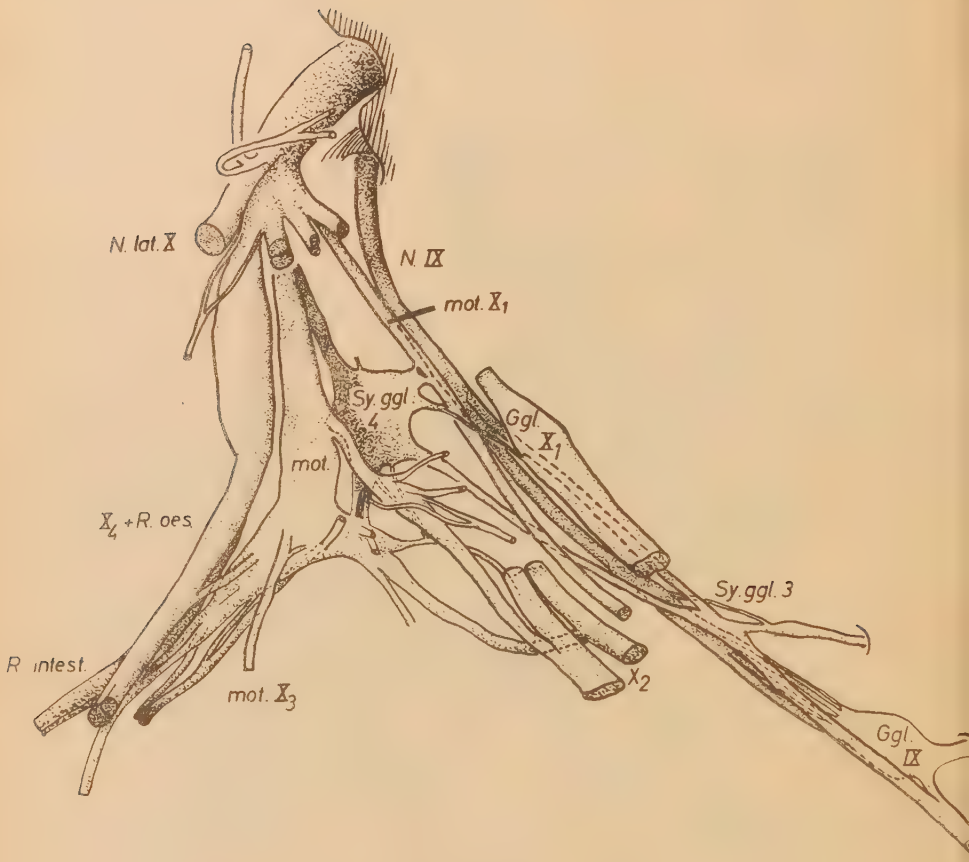

Abb. 13 : T.niloticа. Dasselbe Präparat wie Abb. 12, dargestellt im gleichen Maßstab. Von links nach rechts: Ganglienblock des 4. Vagusastes des Ramus intestinalis und des Ramus oesophagi, mot. = vereinigte motorische Elemente der Vagusäste (außer dem ersten) mit Verbindungsstücken zu diesen, Sy.ggl.4 = Sympathicusganglion 4 (Herrick: sy 5), motorische Elemente X_1, Sy.ggl.3 = Sympathicusganglion 3 (Herrick: sy 4), Ggl. IX.

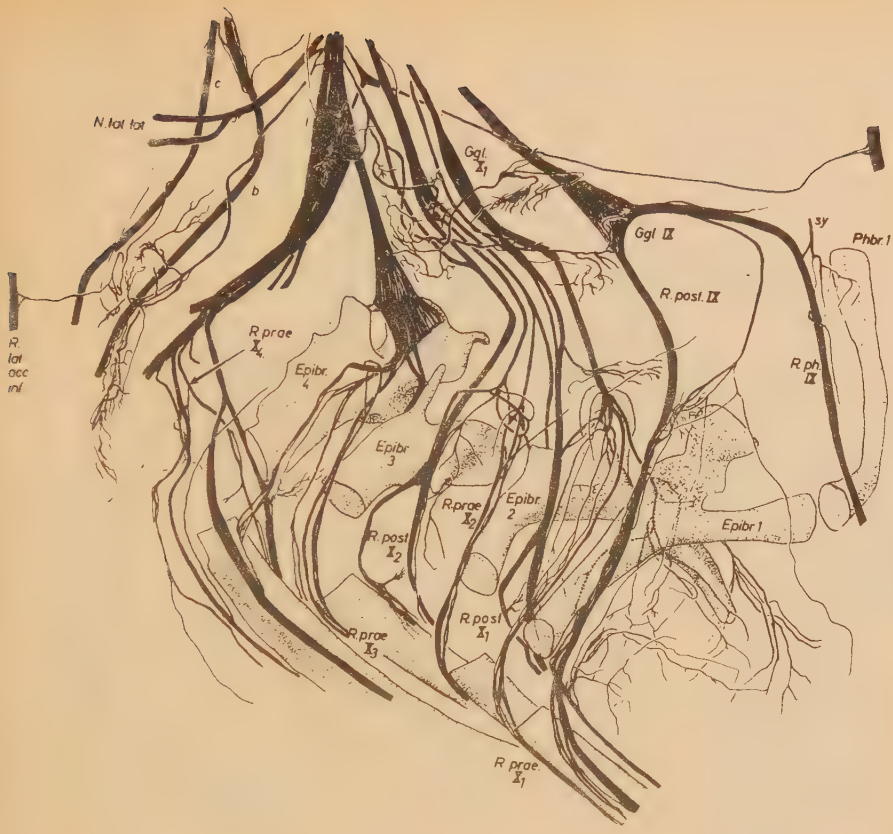

Abb. 14 a : Tilapia nilotica. Lateralansicht der Ggl. des IX. und des X. Nerven und von deren Verteilung auf die Kiemenbögen. Knochenreihe in der Mitte: die vier Epibranchialia. Darüber nur das Pharyngobranchiale 1, die anderen drei Pharyngobranchialia sind zu zahntragenden Elementen umgebildet worden (siehe Goedel, in Vorb.). Links im Bild: Occipitalnerven (b und c nach Fürbringer). Dünne Anastomose zum Ramus lateralis accessorius inferior. Oben: N. lateralis lateralis. Die beiden hinteren Ganglienblöcke des N.vagus sind in diesem Präparat besonders weit zusammengerückt (Ggl. X_4 + R.oes. + Ggl. R.intest. zu Ggl.X_3). Dann folgen die Ggl. X_2 und Ggl. X_1, jedes für sich gesondert. Dazwischen motorische Elemente. Rechts daneben: Ggl. IX. Darüber: Grenzstrang. sy:Anastomose vom 2. Sympathicusganglion zum Ramus pharyngeus IX (R.ph.IX). R.post. = Ramus posttrematicus; R.prae = Ramus praetrematicus.

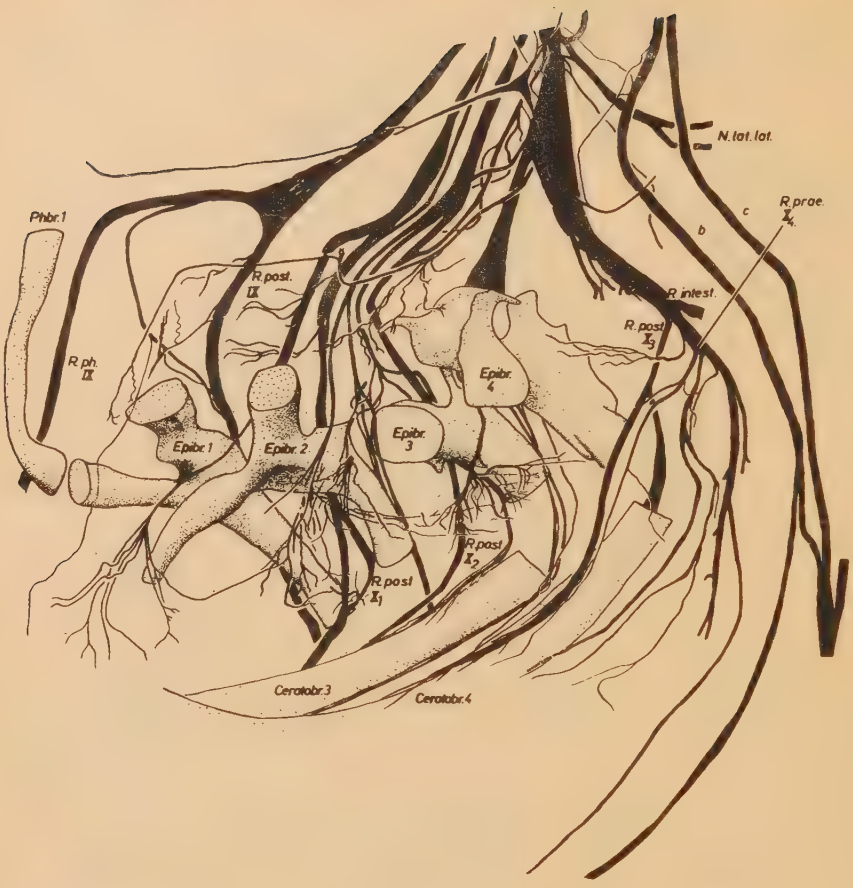

Abb. 14 b : T.nilotica. Innenansicht desselben Präparates wie Abb. 14a. Darstellung im gleichen Maßstab. Ansicht von der Medianseite. Erklärung siehe Abb. 14 a und Text. b, c = Occipitalnerven b und c (nach Fürbringer). Ceratobr. 3 = Ceratobranchiale 3; Epibr. 1 = Epibranchiale 1; Phbr. 1 = Pharyngobranchiale 1.

Abb. 14 c : T.nilotica. Dasselbe Exemplar wie bei Abb. 14 a und b. Gleicher Maßstab. Ansicht von der Medianebene aus. Knochen von oben nach unten: Basioccipitale, Epipharyngealia, Hypopharyngeale. Dicker Nerv rechts im Bild: R. intestinalis.

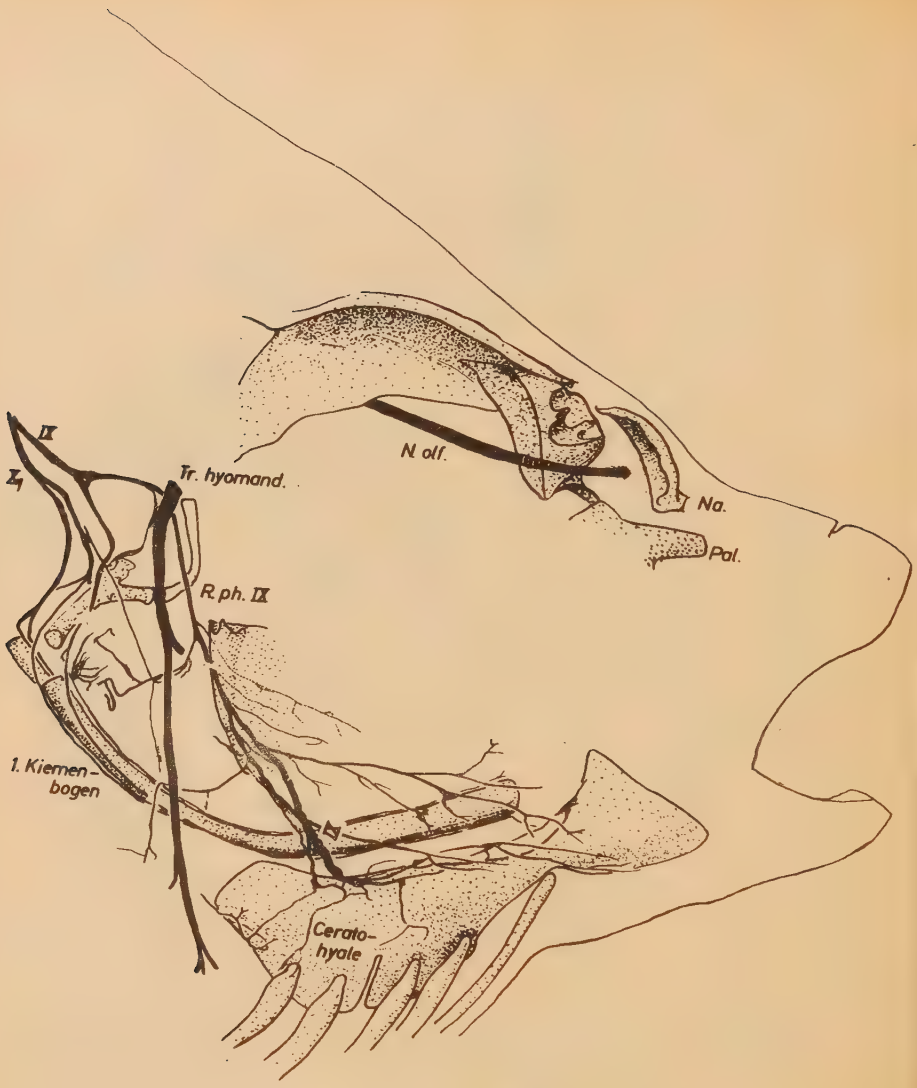

Abb. 15 : T.nilotica. Lage des N. olfactorius zu den die Orbita umgebenden Knochen und Lage des IX. Nerven zum ersten Kiemenbogen, zum Ceratohyale (an dem die Radii branchiostegi ansitzen) und zum Truncus hyomandibularis (als Bruchstück darübergezeichnet). Rechts von der Abzweigung des R.mand.VII das etwas weiter mediad gelegene Metapterygoid (nur teilweise gezeichnet). R.ph.IX = Ramus pharyngeus IX; Tr.hyomand. = Truncus hyomandibularis.

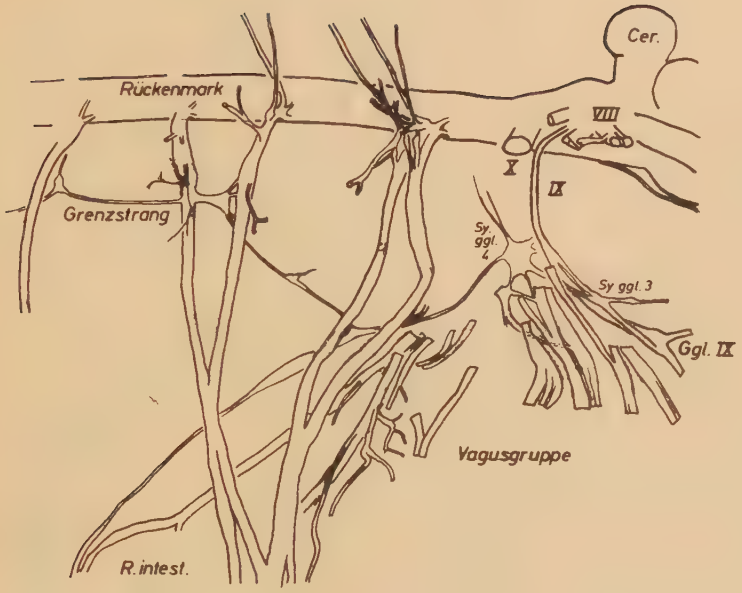

Abb. 16 : T.nilotica. Die Beziehungen des Sympathicus zum Vagus, insbesondere zum R. intestinalis und zu den ersten Spinalnerven. Übersichtsskizze. Cer. = Cerebellum

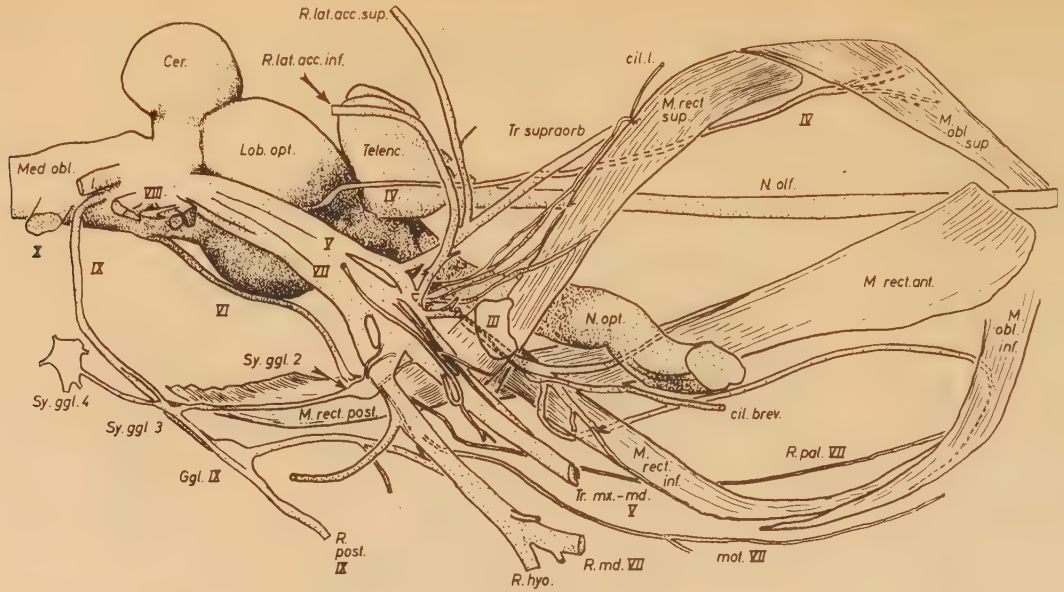

Abb.17 : T.nilotica.Austritt des Glossopharyngeus und des Trigeminus-Facialis-Komplexes aus dem Gehirn.Dazwischen die Stato-acusticus-Wurzeln.Über der N.IX-Wurzel die metaotische Lateraliswurzel.Sämtliche Augenmuskeln mit den dazugehörigen Nerven.Der M.ophthalmicus rectus posterior (=externus) ist auf der Höhe des Ganglienkomplexes abgeschnitten. Cer.= Cerebellum; cil.brev.= N.ciliaris brevis; cil.l.= N.ciliaris longus; l.= Wurzel des N.lateralis X; Lob.opt.= Lobus opticus; Med.obl.=Medulla oblongata; mot.VII = rostraler Ast des R.opercularis VII inferior; M.obl.inf.= Musculus obliquus inferior; M.obl.sup.= Musculus obliquus superior; M.rect.ant.= Musculus rectus anterior; M.rect.inf.= Musculus rectus inferior; M.rect.post.= Musculus rectus posterior; M.rect.sup.= Musculus rectus superior; R.hyo.= Ramus hyoideus; R.md.VII = Ramus mandibularis VII; R.pal.VII =Ramus palatinus VII; R.post.IX = Ramus posttrematicus IX; Sy.ggl.2 = Sympathicusganglion 2; Telenc.= Telencephalon; Tr.mx-md.V = Truncus maxillo-mandibularis; Tr.supraorb.= Tr.supraorbitalis

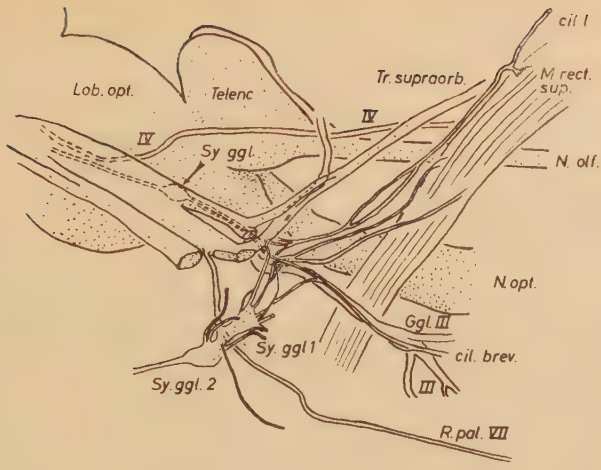

Abb. 18 : T.nilotica. Präparat von Abb. 17 weiterpräpariert. Beziehungen zwischen dem sympathischen System, dem Trigeminus-Facialis-Komplex und dem N. oculomotorius. Abkürzungen siehe Abb. 17.

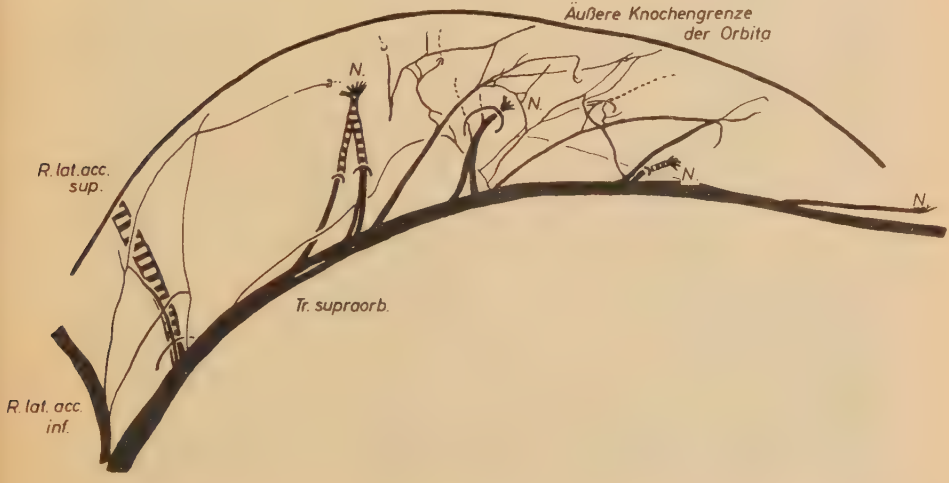

Abb. 19 : Blick von schräg unten in die obere Hälfte der Orbita. Halbschematisch. Links die beiden Lateralis-Accessorius-Äste. Oberer Bogen: äußere Knochengrenze der Augenhöhle. Eintritte der zum Truncus supraorbitalis gehörigen Lateralisäste in den Frontalkanal. Dazwischen Abgänge anderer sensorischer Ästchen aus dem Tr. supraorbitalis. Gestrichelte Linien: Nerven im oder ninter dem Knochen.

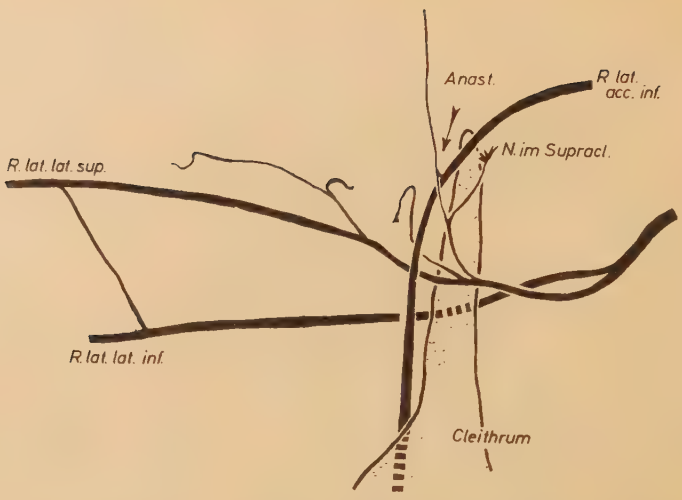

Abb. 2o : Halbschematische Darstellung der Lagebeziehung der beiden Äste des Rumpfseitenliniennerven zur Spitze des Cleithrum und zum R.lateralis accessorius inferior. Der erste Ast des R.lat.lat.superior versorgt den Neuromasten im Supracleithrum, dann nimmt er ein paar Fasern vom R.lat.acc. inf. auf (Anast.) und zieht in das Gebiet vor dem vorderen Ansatz der Rükkenflosse.

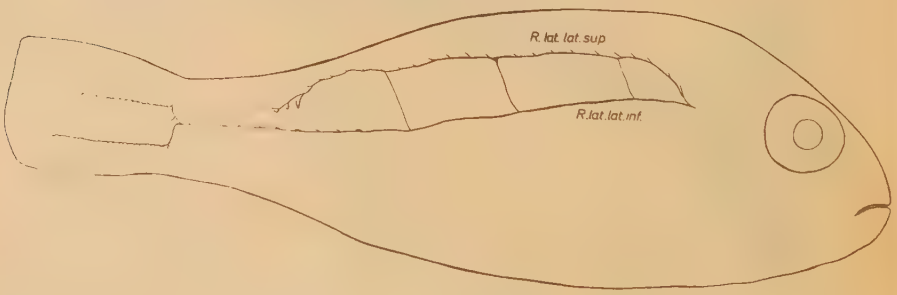

Abb. 21 : T. zillii. Die Ausbreitung des Rumpfseitenliniennerven über den Körper und die Schwanzflosse.

Abb. 12 a : Trifurcatus. Mandibula von unten gesehen. Durchsichtiges Nerven- und Knochenpräparat. La. = Lacrimale, Mx. = Maxillare, Pmx. = Praemaxillare, Psph. = Parasphenoid, R.mx.inf. = Ramus maxillaris inferior, R.mx.sup. = Ramus maxillaris superior, R.pal.VII = Ramus palatinus VII, Tr.supraorb. = Truncus supraorbitalis, Vo = Vomer.

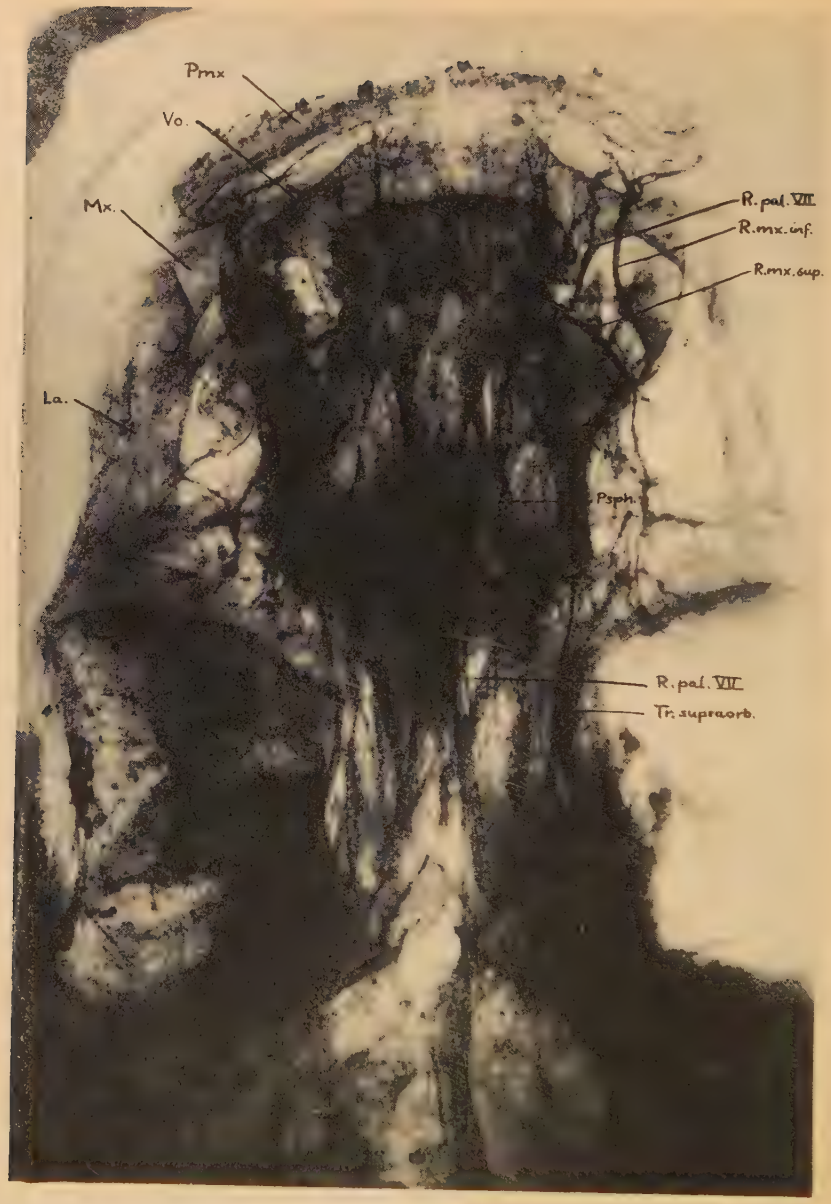

Abb. 22 b : T.nilotica. Transparentes Nerven- und Knochenpräparat. Vordere Kopfhälfte von oben gesehen. La. = Lacrimale, Mx. = Maxillare, Na. = Nasale, Pmx. = Praemaxillare, Psph. = Parasphenoid, R.mx.inf. = Ramus maxillaris inferior, R.mx.sup. = Ramus maxillaris superior, R.pal.VII = Ramus palatinus VII, Tr.supraorb. = Truncus supraorbitalis, Vo. = Vomer.

Lebenslauf

Am 17.9.1937 wurde ich als Sohn des Verlegers und Schriftstellers Dr. Friedrich Spieser auf der Hünenburg, Gemeinde Dossenheim, im Elsaß geboren. Im September 1944 floh unsere siebenköpfige Familie nach Lich in Oberhessen. Die Nachkriegswirren brachten es mit sich, daß unsere Familie in den folgenden Jahren getrennt lebte und ich einen großen Teil meiner Jugend teils bei Verwandten, teils im Internat verbrachte. Im Jahre 1957 zogen wir auf die Burg Stettenfels bei Heilbronn. Nach einem durch jene Lebensumstände und durch vorübergehende Krankheit verspäteten Abitur begann ich im Jahre 1960 mein Studium an der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen. Das Sommersemester 1962 verbrachte ich an der Universität in Basel und kehrte anschließend nach Tübingen zurück.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren Bauer, Buddecke, Bünning, Dönges, Geigy, Grell, Huber, Jens, Krüger, Mägdefrau, Metzner, Möhres, Müller, Peters, Portmann, Risler, Rüdorff, Schramm, Schwartz, Weitzel, Wetzel, Witte und Zimmermann und die Privatdozenten Clever, Loher, Schenkel, Schneider und Schwemmle.

Die Dissertation: "Anatomische Untersuchungen an den Hirnnerven von Tilapia (Cichlidae, Teleostei)" fertigte ich unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. H.M. Peters in der Abteilung für physiologische Verhaltensforschung des Zoophysiologischen Institutes der Universität Tübingen in den Jahren 1965 - 1969 an.

Fotodruck: Chemoprint · 63 Giessen · Frankfurter Str. 129 · Tel. (06 41) 7 57 12